

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

SÉLECTION DES RESSOURCES HIVERNALES CHEZ LE GARROT
D'ISLANDE (*BUCEPHALA ISLANDICA*) DE LA POPULATION DE L'EST DE
L'AMÉRIQUE DU NORD, POTENTIEL DE COMPÉTITION AVEC LE
GARROT À ŒIL D'OR (*B. CLANGULA*) ET IMPLICATIONS POUR SA
CONSERVATION

THÈSE PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE EXTENSIONNÉ DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR

JEAN-FRANÇOIS OUELLET

FÉVRIER 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

AVANT-PROPOS

L'idée initiale de cette recherche a pour origine une entente de partenariat conclue entre l'Université du Québec à Rimouski et le Service canadien de la faune, région du Québec. L'objet de ce partenariat était un projet d'étude de l'écologie du Garrot d'Islande de la population de l'Est de l'Amérique du Nord afin de combler des lacunes d'informations sur les ressources qui supportent cette population en hiver dans le système marin du Saint-Laurent. Cette petite population avait obtenu son statut d'espèce en péril depuis peu, statut motivé en grande partie par une absence d'information de base dans de nombreux aspects de sa biologie. L'entente de partenariat conclue, le projet a démarré un peu à la manière dont poussent les pommiers : solidement enraciné, il s'est très tôt divisé en plusieurs branches maîtresses pointant chacune dans sa direction propre. Cependant, les projets scientifiques ont encore ceci en commun avec les arbres fruitiers : on les cultive pour les fruits qu'ils produisent plutôt que pour eux-mêmes. Le projet a donc dû être maintes fois élagué afin de concentrer les ressources disponibles. Le produit final de ce projet de recherche fait l'objet de cet ouvrage. Cette thèse est organisée en cinq chapitres dont trois constituent des manuscrits de recherche. Chacun de ces chapitres apporte ses éléments de réponse à la question qui demande quelles sont les ressources qui supportent les canards de mer en hiver et comment sont-elles choisies. Mise à part la collecte des données, la majeure partie de ce projet a été menée avec un statut d'étudiant de troisième cycle à temps partiel en raison de contraintes financières. Ceci explique sa durée.

La réalisation de ce projet a bénéficié de l'aide d'une foule de personnes et d'organismes. Je m'empresse de remercier avant tout ma famille : ma conjointe Dominique Hamel ainsi que mes enfants Hugo et Claudie pour la vie de tous les jours, pour l'équilibre et les essentiels, pour les projets et le support, pour les sacrifices aussi. J'adresse des remerciements spéciaux à Magella Guillemette, professeur d'ornithologie au Département de biologie, chimie et géographie

de l'Université du Québec à Rimouski, pour son encadrement et sa supervision du projet. Je désire aussi remercier les co-auteurs qui ont participé à la publication des chapitres de cette thèse : Michel Robert du Service canadien de la faune, région du Québec, et Cécile Vanpé actuellement chercheure post-doc au Laboratoire de biométrie et biologie évolutive de l'université Claude Bernard de Lyon, France. L'accomplissement de ce projet doit aussi beaucoup à mon amie et collègue Hélène Laforge. Sans son énergie tranquille, son endurance apparemment sans limite et son courage d'aller là où vivent les canards de mer en hiver, nous n'aurions pas réussi dans nos projets conjoints. J'adresse des remerciements sincères aussi à Christian Marcotte, technicien au Service canadien de la faune, qui m'a transmis un bagage d'expérience avec le Garrot d'Islande. Merci aux personnes suivantes qui ont contribué à la collecte de données : Marco Bellavance, Robert Chabot (UQAR), Vital Chassé, Jonathan Coudé (UQAR), Mylène Delorme, Soline Désiré, Suzie Dubuc, Laurent Dufour (SCF), Frédéric Hartog (Services Aqua Habitat), François Racine, Adriana Radulovici et Pascale Tremblay. Daniel Bordage, Christine Lepage, Christian Marcotte et Michel Robert, du Service canadien de la faune, ont participé aux inventaires héliportés dont les résultats ont été traités dans le troisième chapitre.

Pour le prêt de bases de données et la transmission de données inédites, je remercie en particulier Matthew C. Perry, chercheur au *USGS Patuxent Wildlife Research Center* à Laurel, Maryland, pour la base de données du *US Biological Survey*, ainsi que Patrick Dupont (Pêches et Océans Canada), Paul Flint (*USGS*), Flemming Merkel (*Greenland Institute of Natural Resources*), Samantha E. Richman (Université du Rhode Island), Michel Robert (SCF), François Saucier (ISMER), Simon Senneville (ISMER) et Tim White (*College of Staten Island, New-York*). Merci à ces personnes pour leur aide dans le traitement des données : Alain Caron, Yohann Chalopin, Arnaud Mosnier et Martin-Hugues Saint-Laurent, toutes affiliées à l'UQAR au moment de leur précieuse collaboration. Pour la révision de manuscrits et leurs avis scientifiques, je remercie Gaston Desrosiers, Daniel Esler, Dominique

Hamel, Michel Gosselin, Leesia C. Marshall, Lyne Morissette, Sylvain Paradis, Samantha E. Richman, Bernard Sainte-Marie et Jean-Pierre Savard. Merci à ces gens qui ont beaucoup facilité le travail sur le terrain : Bertrand Desbiens en particulier, toujours accueillant et plein de ressources, Vital Chassé, Yves Lemay (UQAR), Sonia Maurice pour son accueil chaleureux, Nadia Ménard (Parcs Canada) et la Municipalité de Saint-Siméon. Merci particulier à Hélène Laforge et Leesia Marshall pour leur présence tout au long de ce projet et pour leur amitié. En cette heure d'accomplissement, j'adresse une pensée spéciale à Gabriel dont la présence, puis l'absence, ont été significatives.

Le financement de ce projet a été assuré par le Plan conjoint des canards de mer, le Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies, le Service canadien de la faune région du Québec, la Fondation de la faune du Québec, Parcs Canada, Québec-Océan, l'Université du Québec à Rimouski, BioNord et le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada. De plus, des fonds octroyés par le comité organisateur du 4^e Congrès international sur les canards de mer m'ont permis de présenter des résultats à Seward, Alaska, en 2011.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iii
LISTE DES FIGURES	xi
LISTE DES TABLEAUX	xiii
RÉSUMÉ	xv
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Notions théoriques de la niche écologique.....	1
1.2 Présentation des Mergini	4
1.3 Les caractéristiques des Mergini.....	8
1.4 Le cas du Garrot d'Islande de la population de l'Est de l'Amérique du Nord.....	12
1.5 La quête alimentaire	14
1.6 Présentation des proies des Mergini.....	16
1.7 Les pressions et contraintes énergétiques.....	16
1.8 Notions théoriques du comportement alimentaire	18
1.8.1 L'exclusion compétitive et la partition des ressources.....	19
1.8.2 La théorie de la quête alimentaire	20
1.8.3 Miser sur la maximisation du contenu énergétique brut ou net.....	23
1.8.4 La règle de la condition physique	24
1.9 Les objectifs.....	26
CHAPITRE II	
THE BODY SIZE-DEPENDENT DIET COMPOSITION OF NORTH AMERICAN SEA DUCKS IN WINTER.....	29
2.1 Introduction	32
2.2 Methods.....	35
2.2.1 Diet composition	35
2.2.2 Body mass.....	37
2.2.3 Energy value of diets	37
2.2.4 Relative intake.....	38

2.2.5 Phylogenetic constraint.....	38
2.3 Results	39
2.3.1 Body mass.....	39
2.3.2 Diet composition and diversity	41
2.3.3 Energy value of prey	45
2.3.4 Scaling of the energy value of diets	46
2.3.5 Relative intake.....	47
2.4 Discussion.....	48
2.4.1 Diet diversity.....	52
2.4.2 Differential digestion rate	52
2.4.3 Limit to diet quality	53
2.4.4 Conclusion	54
CHAPITRE III	
SPATIAL DISTRIBUTION AND HABITAT SELECTION OF BARROW'S AND COMMON GOLDENEYES (<i>BUCEPHALA ISLANDICA</i> , <i>B.</i> <i>CLANGULA</i>) WINTERING IN THE ST. LAWRENCE MARINE SYSTEM	
3.1 Introduction	58
3.2 Methods.....	60
3.2.1 Study area	60
3.2.2 Helicopter-borne surveys.....	60
3.2.3 Spatial analyses	62
3.2.4 Verifying the relative importance of the Estuary as a wintering ground ...	63
3.2.5 Depth	65
3.2.6 River mouths.....	65
3.2.7 Long-term ice concentration.....	66
3.2.8 Daily ice concentration.....	66
3.2.9 Direction to the nearest coastline	66
3.2.10 Level of sympatry between both species	67
3.2.11 Goldeneye distribution patchiness	67
3.3 Results	68
3.3.1 Physical factors controlling the distribution	68

3.3.2 Level of sympatry between both species	71
3.3.3 Distribution	72
3.4 Discussion.....	74
3.4.1 Factors controlling the distribution	74
3.4.2 Level of sympatry between both species	76
3.4.3 Distribution	76
3.4.4 Conclusion	78
CHAPITRE IV	
FINE SCALE HABITAT AND PREY SELECTION BY THE BARROW'S AND COMMON GOLDENEYES (BUCEPHALA ISLANDICA, B. CLANGULA) IN WINTER IN THE ST. LAWRENCE ESTUARY, EASTERN CANADA	79
4.1 Introduction	82
4.2 Methods.....	84
4.2.1 Study area	84
4.2.2 Habitat segregation.....	86
4.2.3 Morphology.....	88
4.2.4 Diet	88
4.3 Results	89
4.3.1 Habitat segregation and selection.....	89
4.3.2 Habitat description	91
4.3.3 Bill morphology	94
4.3.4 Diet	95
4.4 Discussion.....	98
4.4.1 Barrow's goldeneye preferred habitat	98
4.4.2 Bill morphology	101
4.4.3 Diet	102
4.4.4 Conservation issues	103
CHAPITRE V	
CONCLUSION GÉNÉRALE	105
5.1 Effet de la contrainte métabolique sur l'utilisation des ressources alimentaires.....	105

5.1.1 Retour sur le Chapitre II	105
5.1.2 Le phénomène de l'autocorrélation phylogénétique	108
5.1.3 Cas des espèces disparues.....	111
5.1.4 Le rôle potentiel de la charge alaire	114
5.1.5 La valeur énergétique du régime des Mergini	115
5.1.6 Évolution du groupe	117
5.2 Sélection de l'habitat.....	120
5.3 Implications pour la conservation.....	125
5.3.1 Les aspects de conservation.....	125
5.3.2 Quantité d'habitat.....	128
5.3.3 La difficulté d'étudier le Garrot d'Islande.....	134
5.4 Avenues de recherche.....	135
5.4.1 Contenu énergétique et profitabilité du régime alimentaire des Mergini .	135
5.4.2 Cas des macreuses	136
5.4.3 Habitat	137
5.4.4 Conservation	138
RÉFÉRENCES	140

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Représentation schématique du concept de niche écologique selon Hutchinson (1957).	2
1.2 Exemple de la forme de la relation entre (A) le taux métabolique (où $y=x^{0.7}$), (B) le taux métabolique massique (où $y=x^{0.7} \cdot x^{-1}$) et la masse corporelle.....	9
1.3 Représentation schématique de la règle de décision pour prendre ou éviter une proie.	22
2.1 Relative contribution of bivalves, <i>malacostraca</i> and other prey to the winter diet composition of 12 species of invertebrate eating sea ducks in North America.	42
2.2 Diagrams showing the relationship between two diet diversity indicators and body mass: the maximum prey contribution to the diet (A) and the number of prey taxa (B) in the winter diet of invertebrate eating sea ducks in North America.	44
2.3 Diagram showing the energy value ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ww}$) of the winter diet of 12 species and their respective six genera of sea ducks wintering in North America according to a review of the literature	46
2.4 Diagram showing the daily prey intake relative to body mass for 12 species of birds.....	47
3.1 Location of the study area.	61
3.2. Mean (\pm 95 % confidence interval) relative frequency of distribution of observed (solid) and random (open) locations from the eight short surveys of Barrow's (top) and common (bottom) goldeneyes in relation to depth (m).....	70
3.3 Relationship between Pearson's r values and cell size in linear dimension.....	72
3.4. Cumulative proportion of the total observations of individuals recorded during the eight surveys plotted against the cumulative proportion of the whole coastline surveyed (length = 2 827 km).....	73
4.1 Map of the study area showing locations where observations and specimen collection were conducted (see Methods for details).....	85
4.2 Monthly mean \pm SD ice cover relative to polygon area in two types of intertidal habitat in Baie des Rochers, Québec, Canada.	94

4.3 Mean \pm SD scores of males and females Barrow's (BAGO) and common (COGO) goldeneyes in the first plan of a PCA including four bill morphology measurements.....	95
4.4 Comparison of relative frequency of occurrence of benthic invertebrate taxa between winter diet of 15 Barrow's goldeneyes and benthos of two types of intertidal habitat.....	98

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Mean body mass (\pm SD) (g) of 12 species and their respective six genera of sea ducks wintering in North America, according to a literature review.	40
2.2 Winter diet composition of 12 species of invertebrate eating sea ducks wintering in North America.	43
2.3 Mean energy value (\pm SD) ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ww}$) of the most common prey taxa found in the winter diet of 12 species of sea ducks wintering in North America according to a literature review.	45
3.1 Total number of observed locations and individuals and mean flock size (\pm SD) of Barrow's and common goldeneyes observed during all surveys and during the long and short surveys separately	62
3.2. Comparison across the first (¹) and second (²) order of spatial scale of the number of observed locations, relative use (ratio observed to random), individuals and density ($\text{individuals} \cdot \text{km}^{-2}$) of Barrow's and common goldeneyes recorded during the three long surveys.	64
3.3 Comparison of habitat characteristics assigned to observed and random locations of Barrow's and common goldeneyes.	68
3.4 Comparison across the coasts of the St. Lawrence Estuary of the number of observed locations and individuals, relative use (ratio observed to random) and density ($\text{individuals} \cdot \text{km}^{-2}$) of Barrow's and common goldeneyes recorded during the eight short surveys.	69
4.1 Mean proportion \pm SD of individuals of Barrow's (BAGO) and common (COGO) goldeneyes observed in two types of intertidal habitat in winter in Baie des Rochers, Franquelin and St-Irénée, Québec, Canada.	90
4.2 Mean \pm SD relative cover (%) of granulometry classes and macrophytes in two types of intertidal habitat in two sites in the St. Lawrence Estuary.	91
4.3 Mean \pm SD biomass ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) and number of individuals (m^{-2}) of benthic invertebrate taxa found in two types of intertidal habitat in two sites in the St. Lawrence Estuary.	93
4.4 Relative occurrence (%) and mean \pm SD relative mass (%) of prey taxa in the esophagus and gizzard content of Barrow's goldeneyes collected in five sites in the St. Lawrence marine system.	97
5.1 Récapitulatif des calculs de superficie d'habitat nécessaire quotidiennement aux Garrots d'Islande dans les sites de St-Irénée et de la baie des Rochers, Charlevoix, Québec.	130

RÉSUMÉ

Les canards de mer forment un groupe taxonomique bien représenté dans les milieux nordiques. Ces espèces d'oiseaux hivernent dans les milieux côtiers de l'Amérique du Nord, de l'Europe et de l'Asie. Elles semblent fragiles dans les milieux anthropisés; plusieurs ont accusé des déclin de populations importants et sont maintenant désignées en péril. Pourtant, les connaissances qu'on possède sur la démographie, l'écologie et la répartition des populations demeurent fragmentaires chez la plupart des espèces.

L'objectif principal de cette étude était de répondre à la question qui demande quelles sont les ressources qui supportent la population de Garrots d'Islande de l'Est de l'Amérique du Nord dans le système marin du Saint-Laurent en hiver. Cette population est désignée en péril et il était pressant de documenter son écologie afin d'aider à sa conservation. Avec mes co-auteurs, j'ai abordé cette question avec une approche multi-échelles. J'ai d'abord souhaité examiner l'influence sur le régime alimentaire de la propriété la plus fondamentale des organismes vivants : leur masse corporelle. Puisant dans les concepts de la théorie de la quête alimentaire, de la compétition interspécifique et de l'allométrie, j'ai prédit que le contenu énergétique et la diversité du régime alimentaire hivernal des canards de mer seraient en relation inverse avec leur masse corporelle. J'ai testé ces prédictions à l'aide de données tirées d'une revue de littérature qui accordait une emphase particulière à la base de données de régimes alimentaires du *US Bureau of Biological Survey*. Cette étude est présentée dans le second chapitre. Les résultats montrent le rôle appauvrissant joué par la masse corporelle dans la composition du régime alimentaire et suggèrent aussi un effet de l'évitement de la compétition interspécifique. Cette étude trace un portrait global de l'ensemble des canards de mer d'Amérique du Nord qui sert ensuite de cadre pour l'étude approfondie qui a été faite du cas des Garrots d'Islande et à œil d'or présentée aux chapitres III et IV.

Le troisième chapitre traite de la répartition spatiale, de la sympatrie et des facteurs abiotiques qui expliquent la répartition des Garrots d'Islande et à œil d'or à l'échelle du système marin du Saint-Laurent. J'ai analysé des données spatiales issues d'inventaires héliportés. Les résultats permettent d'identifier le cœur de l'aire d'hivernage de la population de Garrots d'Islande de l'Est de l'Amérique du Nord et le rôle joué par différentes composantes du paysage dans sa répartition spatiale.

Dans le quatrième chapitre, les Garrots d'Islande et à œil d'or ont été comparés sur la base de leur sélection de l'habitat à l'échelle de la parcelle d'alimentation, de leur régime alimentaire et de la morphologie de leur bec. L'objectif de cette étude comportait deux volets : 1) identifier les ressources qui supportent la population de Garrot d'Islande en hiver et 2) évaluer le potentiel de compétition entre ces espèces. Cette étude a fourni une description inédite de l'habitat

d'alimentation et du régime alimentaire du Garrot d'Islande dans l'estuaire du Saint-Laurent. Les analyses comparatives de la répartition à fine échelle spatiale, du régime alimentaire et de la morphologie suggèrent un faible potentiel de compétition entre ces deux espèces. Cette étude a fourni un exemple de partition des ressources entre deux espèces apparentées.

Cette étude a approfondi nos connaissances sur l'écologie hivernale du Garrot d'Islande de la population de l'Est de l'Amérique du Nord. Les possibilités d'application de ces connaissances dans les mesures de conservation de cette population sont nombreuses.

Mots clés : Garrot d'Islande, *Bucephala islandica*, *Mergini*, canards de mer, sélection des ressources hivernales.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 NOTIONS THÉORIQUES DE LA NICHE ÉCOLOGIQUE

L'exploitation des ressources est une activité qui joue un rôle majeur dans la survie et le succès reproducteur d'un animal. La connaissance des ressources qui supportent une population animale est essentielle dans l'établissement de mesures de conservation et de gestion des populations fauniques (Derrickson et al. 1998; SDJV Management Board 2008). Toute aussi essentielle est la compréhension des enjeux et des mécanismes qui guident les décisions prises par les animaux d'utiliser ou non une ressource particulière. L'étude de la sélection des ressources contribue à la compréhension des stratégies de survie des animaux puisque c'est par leurs stratégies d'exploitation de l'environnement qu'ils répondent à leurs besoins énergétiques.

L'ensemble des ressources utilisées par un animal combiné à l'ensemble des facteurs environnementaux qui composent son milieu définissent la niche écologique de cet animal (Hutchinson 1957; Krebs 2009). Ici, le terme ressource réfère à tout élément qui comble un besoin chez un animal. Il peut s'agir aussi bien d'une proie que d'une composante du paysage. L'idée de niche écologique a beaucoup évolué dans la science moderne et aujourd'hui, le concept de Hutchinson (1957) est largement accepté. Cet auteur distingue deux types de niches écologiques : la niche fondamentale et la niche réalisée. Selon ce concept, le biotope est un plan multidimensionnel où chaque dimension correspond à une variable, par exemple un facteur environnemental, et où toutes les variables qui jouent un rôle dans la survie et la reproduction d'un animal sont représentées. Pour chacune de ces variables, il existe une plage de valeurs à l'intérieur de laquelle les conditions sont favorables à l'animal. La niche écologique d'un animal est définie comme la bulle, ou l'hypervolume pour

reprendre le terme exact, formée dans ce plan par l'intersection de toutes les plages de valeurs de chaque variable. Cette idée d'hypervolume est illustrée dans la Figure 1.1. Dans cette figure, le panneau de gauche représente un plan défini par deux variables environnementales et le polygone contient toutes les observations réalisées sur un animal. Il apparaît clairement que cet animal vit à l'intérieur d'une certaine plage de valeurs le long de chacune de ces variables. De plus, sa valence écologique est plus large dans la variable 1 que dans la variable 2. Toutefois, dans la réalité, la niche écologique d'un animal est définie par un nombre de variables beaucoup plus considérable. Ainsi, si on ajoutait une variable à ce plan bidimensionnel, on obtiendrait un volume (Figure 1.1B). Si on ajoutait un grand nombre de variables pour se rapprocher de la réalité, on obtiendrait un hypervolume. Cet hypervolume constitue la niche fondamentale de l'animal et correspond à l'espace, dans le plan multidimensionnel, où l'animal serait théoriquement capable de survivre et de se reproduire (Hutchinson 1957; Krebs 2009).

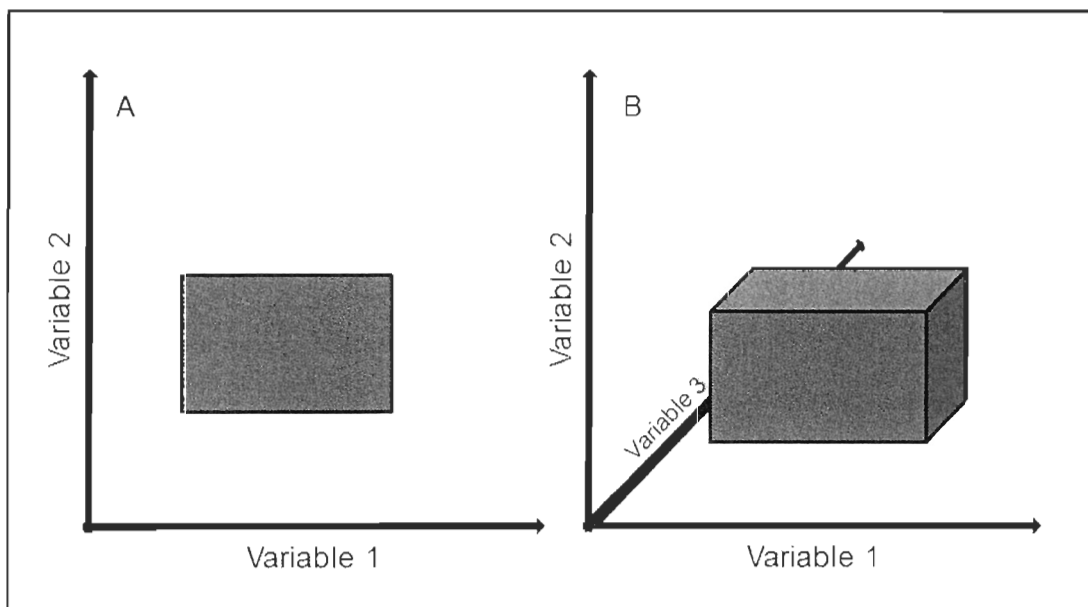


Figure 1.1 Représentation schématique du concept de niche écologique selon Hutchinson (1957).

Mais cette niche est rarement sinon jamais observée dans le milieu naturel. Celle qui est observée est la niche réalisée et elle est une contraction de la niche fondamentale. Elle correspond à la niche qui est réellement occupée par l'animal suite aux divers compromis exigés par les contraintes de la vie dans une communauté d'espèces. Une des contraintes fréquemment citées dans la littérature est la compétition interspécifique (Hutchinson 1957; Krebs 2009). Il existe une distinction importante entre niche écologique et habitat. Tel que décrit précédemment, la niche écologique est un concept théorique. L'habitat d'un animal est le milieu physique où cet animal réalise sa niche écologique.

Johnson (1980) a développé un cadre conceptuel pour l'étude de la sélection de l'habitat qui a été abondamment utilisé par des écologistes (Sugden et al. 1988; Rolstad et al. 2000; Martínez et al. 2003; Endrulat et al. 2005). Il s'agit d'une approche multi-échelles où la sélection de l'habitat s'effectue à plusieurs niveaux organisés de façon hiérarchique. Dans l'exemple original documenté par Johnson (1980), la sélection de premier niveau s'effectuait à l'échelle de l'aire de répartition d'une espèce, celle de second niveau, à l'échelle du domaine vital d'un individu, celle de troisième niveau, à l'échelle de la parcelle d'alimentation et celle de quatrième niveau s'effectuait à l'échelle de la proie sélectionnée. Le terme parcelle désigne un endroit qui abrite une agrégation de ressources alimentaires. Cette structure met en évidence le fait que l'utilisation d'une ressource particulière par un animal n'est pas complètement indépendante de l'utilisation que fait cet animal des autres ressources situées à d'autres niveaux d'échelle. Par exemple, la décision d'attaquer une proie fait suite à une série de décisions qui ont été prises préalablement par l'animal quant à l'habitat et la parcelle d'alimentation à exploiter (Johnson 1980). Cette structure met aussi en évidence le fait que la sélection alimentaire est indissociable de la sélection de l'habitat et qu'elle en constitue une étape à fine résolution.

1.2 PRÉSENTATION DES *MERGINI*

L'espèce modèle utilisée dans l'étude présentée dans cet ouvrage est le Garrot d'Islande (*Bucephala islandica*) de la population de l'Est de l'Amérique du Nord. Cette population détient un statut d'espèce en péril et il était pressant d'acquérir des connaissances sur les ressources qui la supportent en hiver dans le système marin du Saint-Laurent (Robert et al. 2000a; SDJV Management Board 2001). Une certaine emphase est aussi accordée au Garrot à œil d'or (*B. clangula*) à titre comparatif. Ces deux espèces appartiennent au groupe taxonomique des *Mergini* (Livezey 1995), couramment désignés sous le nom de canards de mer (ordre Ansériformes, famille Anatidés). Les *Mergini* ont la particularité d'utiliser l'environnement marin durant au moins une période de leur cycle annuel, généralement en période non reproductrice. Ce groupe est circumboréal et il est abondamment représenté dans les milieux froids de l'hémisphère Nord (Québec : 13 espèces + 1 éteinte, Am. du Nord : 15 esp. + 1 éteinte; Livezey 1995; Cornell Lab of Ornithology 2012; SDJV 2012).

La dépendance de ces espèces envers le milieu marin, ainsi que la durée de leur séjour en mer, varient d'une espèce à l'autre. Cette dépendance peut être facultative ou obligatoire et durer quelques mois ou être permanente. En milieu marin, les *Mergini* se nourrissent pour la plupart d'invertébrés benthiques capturés en plongée (Cottam 1939). Ce groupe constitue un modèle très approprié à l'étude comparative de la sélection des ressources en raison de diverses caractéristiques de leur biologie. L'importance de chacune de ces caractéristiques sera développée ultérieurement dans cet ouvrage. En résumé, on peut mentionner le fait que ce groupe soit monophylétique (Livezey 1995), qu'il affiche un large spectre de tailles corporelles (voir Tableau 2.1) et qu'il soit constitué de prédateurs principalement diurnes (Lewis et al. 2005; Rizzolo et al. 2005; Heath et al. 2006) qui présentent des régimes alimentaires variés (Cottam 1939).

Plusieurs espèces de canards de mer ont accusé des déclin d'effectifs durant les dernières décennies (Ely et al. 1994; Goudie et al. 1994; Robertson et Gilchrist

1998; Merkel 2004; SDJV Management Board 2008). Les raisons de ces déclins demeurent mal comprises dans plusieurs cas mais des facteurs liés à la qualité de leurs habitats et de leurs ressources alimentaires sont soupçonnés. Dans le modèle évolutif r/K de MacArthur et Wilson (1967), les *Mergini* sont généralement considérés comme des représentants typiques de la sélection K . Cette présomption semble largement basée sur l'étude de l'Eider à duvet réalisée par Milne (1974) et dont les conclusions sont fréquemment étendues à l'ensemble du groupe des *Mergini*, possiblement en raison de l'influence de la revue publiée par Goudie et al. (1994). Milne (1974) a mis en évidence le fait que le recrutement dans les populations d'Eiders à duvet nécessite un bon taux de survie des adultes en période non-reproductrice. Étant donné que ces espèces passent une longue période de leur cycle annuel dans les milieux côtiers, cette caractéristique de leur biologie donne une grande importance aux ressources côtières dans leur survie.

Les espèces qui composent le groupe des *Mergini* sont les eiders, macreuses, garrots, hareldes, arlequin et harles. Comme ces espèces diffèrent grandement quant à leur régime alimentaire, leur habitat d'alimentation et leur répartition spatiale, il est utile de les présenter individuellement. Les eiders du genre *Somateria* figurent parmi les plus nordiques des *Mergini* et leurs répartitions nord-américaines couvrent une large portion de l'archipel arctique (Goudie et al. 2000; Petersen et al. 2000; Suydam 2000). L'Eider à duvet (*S. mollissima*) représente le plus gros canard de l'hémisphère nord (voir Tableau 2.1) et le plus marin des *Mergini* (Goudie et al. 2000). Le cycle annuel de cette espèce se déroule exclusivement en milieu côtier. Ses aires d'hivernage se distribuent dans les eaux côtières de l'Atlantique (golfs du Maine et du Saint-Laurent inclus), dans celles de la baie d'Hudson et celles de l'Alaska méridional (Goudie et al. 2000). Le régime alimentaire de cette espèce est majoritairement constitué de moules bleues, d'oursins verts et de crustacés (Cottam 1939; Guillemette et al. 1992). L'Eider à tête grise (*S. spectabilis*) occupe le second rang des tailles corporelles des *Mergini* (voir Tableau 2.1). Ses aires d'hivernage dans

l'Est de l'Amérique du Nord se distribuent dans les eaux côtières de l'Atlantique et du golfe du Saint-Laurent entre le Labrador méridional et le golfe du Maine. Dans l'Ouest, elles se restreignent à l'Alaska méridional et aux Aléoutiennes (Suydam 2000). Le régime alimentaire hivernal de cette espèce est principalement constitué de bivalves, de crustacés et d'oursins (Cottam 1939; Merkel et al. 2007). L'Eider à tête grise atteint couramment des profondeurs de 20 mètres (Bustnes et Lønne 1997). En Amérique du Nord, l'Eider à lunettes (*S. fischeri*) est, avec l'Eider de Steller (*Polysticta stelleri*), le *Mergini* dont la répartition est la plus confinée (Petersen et al. 2000; Fredrickson 2001). En effet, l'espèce semble utiliser une unique aire d'hivernage située dans la mer de Béring (Petersen et al. 1999, 2000). La localisation de cette aire d'hivernage et le régime alimentaire typiquement benthique de l'espèce indiquent une aptitude à plonger jusqu'à plusieurs dizaines de mètres de profondeur, ce qui est beaucoup pour un anatidé. L'Eider à lunettes (*S. fischeri*) a accusé un déclin marqué de ses effectifs en Amérique du Nord au cours des dernières décennies du 20^e siècle (Ely et al. 1994; Grand et al. 1998). L'espèce reste aujourd'hui gravement menacée. L'Eider de Steller est le plus petit des eiders (voir Tableau 2.1). Il a lui aussi accusé un déclin de ses effectifs nord-américains (Kertell 1991). Son régime alimentaire est principalement constitué de gastéropodes, de bivalves et de crustacés (Cottam 1939; Bustnes et al. 2000; Bustnes et Systad 2001a) capturés à des profondeurs de 0,5 à 5 mètres (Systad et Bustnes 2001).

Les macreuses sont au nombre de trois espèces : Macreuse à front blanc (*Melanitta perspicillata*), Macreuse à bec jaune (*M. americana*) et Macreuse à ailes blanches (*M. deglandi*). Ces espèces affichent des masses corporelles qui avoisinent le kilogramme (voir Tableau 2.1). Les macreuses hivernent en milieux côtiers et leurs aires d'hivernage s'étendent, dans l'Est, du golfe du Saint-Laurent jusqu'à la Floride et, dans l'Ouest, des Aléoutiennes à la Californie (Bordage et Savard 1995; Brown et Fredrickson 1997; Savard et al. 1998). Les bivalves constituent une part très

importante de leur régime alimentaire hivernal (Cottam 1939; Stott et Olson 1973; Vang Hirsch 1980).

Les garrots (*Bucephala* spp.) sont aussi au nombre de trois espèces et leurs masses corporelles divergent grandement. Le petit Garrot (*Bucephala albeola*) est le plus petit des *Mergini* avec ses 492 grammes tandis que les Garrots d'Islande et à œil d'or avoisinent le kilogramme (voir Tableau 2.1). Ce sont tous des nicheurs arboricoles en cavités (Gauthier 1993; Eadie et al. 1995, 2000). À l'inverse du Garrot d'Islande, le petit Garrot et le Garrot à œil d'or sont des utilisateurs non-obligatoires des milieux côtiers (Gauthier 1993; Eadie et al. 1995). Leurs répartitions marines s'étendent du Mexique jusqu'à Terre-Neuve sur la côte Est, et jusqu'aux îles Aléoutiennes sur la côte Ouest de l'Amérique du Nord (Gauthier 1993; Eadie et al. 1995). Le régime alimentaire hivernal des garrots est principalement constitué de crustacés et de mollusques (Cottam 1939; Koehl et al. 1982; Savard 1990) qu'ils capturent à faible profondeur (< 3 m; Gauthier 1993; Eadie et al. 1995, 2000).

L'Harelde kakawi (*Clangula hyemalis*) est un des *Mergini* dont la répartition mondiale est la plus vaste et la plus septentrionale (Robertson et Savard 2002). Mis à part quelques sites d'hivernage en eau douce dans les Grands-Lacs, l'Harelde kakawi hiverne le long des côtes entre les îles Aléoutiennes et la Californie et entre Terre-Neuve et la Caroline du Nord. On le retrouve aussi dans la baie d'Hudson (Robertson et Savard 2002). Il s'agit d'un *Mergini* de petite taille (voir Tableau 2.1) qui est un adepte des plongées profondes. Des plongées à plus de 60 mètres ont été documentées (Robertson et Savard 2002). Il s'agit de l'espèce au régime alimentaire le moins benthique de tous les *Mergini*. Cette espèce s'alimente en hiver de mollusques et aussi de crustacés pélagiques (Cottam 1939; White et al. 2009).

En Amérique du Nord, l'Arlequin plongeur (*Histrionicus histrionicus*) est, quant à lui, présent en deux populations disjointes (Robertson et Goudie 1999). La population de l'Est hiverne sur le littoral Atlantique entre Terre-Neuve et la Caroline du Nord. La population de l'Ouest hiverne dans les eaux côtières entre les îles

Aléoutiennes et la Californie. L'Arlequin plongeur est parmi les plus petits *Mergini* (voir Tableau 2.1). Cette espèce s'alimente en hiver de gastéropodes et de crustacés qu'elle capture habituellement à faible profondeur (Cottam 1939; Goudie et Ankney 1986; Robertson et Goudie 1999).

Les harles (genres *Mergus* et *Lophodytes*) sont au nombre de trois espèces en Amérique du Nord. Ce sont des espèces piscivores et elles ne sont pas abordées dans cette étude.

1.3 LES CARACTÉRISTIQUES DES *MERGINI*

La monophylie du groupe des *Mergini* a été démontrée par Livezey (1995). Toutes les espèces descendent donc d'une espèce ancestrale unique. Pourtant, ce groupe affiche une grande diversité phénotypique. À titre d'exemple, le spectre de masse corporelle est étalé de quelques centaines de grammes à peine à plus de deux kilogrammes. De même, les patrons morphologiques du bec présentent aussi une large diversité qui facilite probablement la partition des ressources (Goudie et Ankney 1986). Le caractère monophylétique des *Mergini* a son importance puisqu'il indique que cette diversité des patrons phénotypiques est issue d'une sélection directionnelle et non d'une possible inertie phylogénétique. Ceci suggère que la partition des ressources a joué un rôle important au cours de l'évolution de ce groupe.

De toutes les propriétés que possède un animal, la masse corporelle est probablement la plus fondamentale. La masse d'un animal détermine en effet la quantité d'énergie qu'il dépense et de ressources qu'il consomme (Peters 1983; McNab 2002). Elle détermine aussi, entre autres choses, l'éventail des ressources auxquelles il a accès, la durée de sa digestion, l'étendue et le coût de ses déplacements et sa robustesse face aux conditions adverses (Peters 1983; McNab 1963, 2002). De plus, la masse influence la place qu'il occupe dans sa communauté en influençant les relations de cohabitation, compétition et prédation qu'il entretient

avec les autres organismes de sa communauté (Wissinger 1992; Nudds et Wickett 1994; Belovsky 1997; Hopcraft et al. 2012). La masse corporelle d'un endotherme détermine son taux métabolique selon la relation logarithmique suivante (Nagy et al. 1999) :

$$\text{taux métabolique} = a (\text{masse})^b$$

où a est une constante propre à chaque taxon. b est un exposant qui est aussi propre à chaque taxon mais il se situe généralement près de 0.7 (Nagy et al. 1999). Mathématiquement, l'exposant représente la pente de la relation dans un diagramme log-log. La valeur de l'exposant possède deux caractéristiques qui ont des implications importantes en écologie : elle est proche de un tout en demeurant légèrement inférieure à l'unité. D'un point de vue théorique, la conséquence de cet exposant inférieur à un est une augmentation de plus en plus faible du taux métabolique pour chaque incrément constant de masse le long d'un gradient (Figure 1.2A). Corollairement, le taux métabolique massique (*mass-specific metabolic rate*) diminue le long du même gradient (Figure 1.2B).

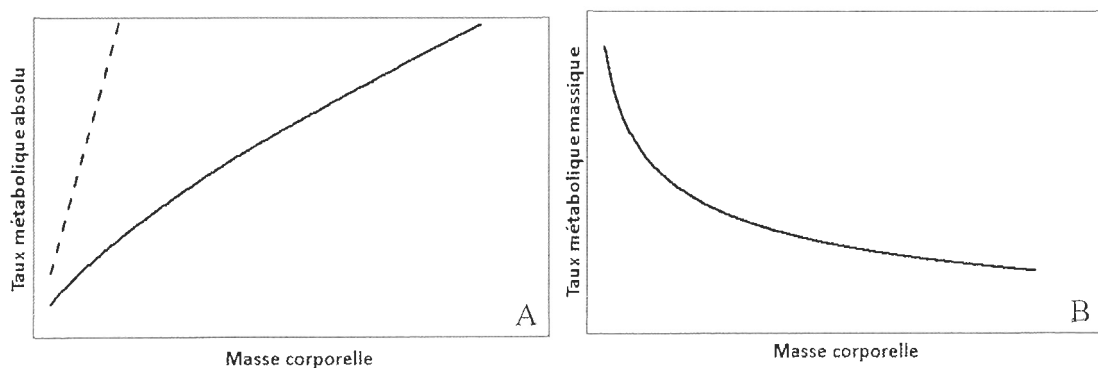


Figure 1.2 Exemple de la forme de la relation entre (A) le taux métabolique (où $y=x^{0.7}$), (B) le taux métabolique massique (où $y=x^{0.7} \cdot x^{-1}$) et la masse corporelle. À titre comparatif, la ligne pointillée indique une relation isométrique où $y=x^1$.

D'un point de vue écologique, la conséquence de cet exposant inférieur à un est un besoin énergétique proportionnellement plus élevé chez les espèces de petite taille que chez celles de grande taille pour une même fenêtre temporelle (Nagy 1987; McNab 1999, 2003a). Par conséquent, les espèces de grande taille disposent d'une plus grande tolérance au jeûne qui se reflète dans leur plus long sursis lorsque leur budget énergétique est en déséquilibre négatif (lorsque les dépenses excèdent les apports) (Nagy 1987; McNab 1999, 2003a). Si toutes les espèces s'alimentaient de la même proie, les espèces de petite taille devraient ingérer quotidiennement une quantité de nourriture qui représenterait une plus grande proportion de leur masse corporelle que les espèces de grande taille. Évidemment, en valeur absolue, la quantité de proies amassée quotidiennement par les petites espèces est inférieure à celle amassée par les grandes espèces. Toutefois, les animaux possèdent des capacités de capture et d'ingestion qui sont proportionnelles à leur taille (Peters 1983). Ainsi, pour une même quantité de la même proie, le travail à accomplir et l'effort à fournir pour maintenir leur équilibre énergétique quotidien sont supérieurs chez les espèces de petite taille. La relation logarithmique liant la masse au taux métabolique est vraisemblablement la loi biologique la plus généralisable (Peters 1983) et elle a été mise en évidence par une variété d'auteurs et chez une variété de taxons (Nagy 1987; Nagy et al. 1999; McNab 2000, 2002, 2003a; Ellis et Gabrielsen 2002). L'universalité de cette relation suggère que la masse corporelle influence de façon importante de nombreux aspects de l'écologie hivernale des *Mergini*, comme leur sélection de l'habitat et leur sélection alimentaire (Goudie et Ankney 1986).

Les *Mergini* sont généralement considérés diurnes. Plusieurs auteurs se sont intéressés à vérifier ce postulat. L'intérêt de ce phénomène réside dans la possibilité que le temps d'alimentation des canards de mer en hiver soit limité par la courte photopériode (Guillemette 1998). De fréquentes séances d'alimentation nocturne ont été observées chez l'Eider à duvet dans la mer Baltique (Magella Guillemette, comm. pers.). Systad et Bustnes (2001) ont aussi observé ce phénomène chez l'Eider de

Steller (*Polysticta stelleri*) en hiver en Norvège et Bergan et al. (1989) l'ont documenté chez le petit Garrot en hiver en Caroline du Sud. En contrepartie, les travaux de Lewis et al. (2005) n'ont détecté aucune alimentation nocturne chez les Macreuses à ailes blanches et à front blanc en hiver sur la côte de la Colombie-Britannique. Au cours de leurs travaux sur l'écologie hivernale de l'Arlequin plongeur, Rizzolo et al. (2005) n'ont observé aucune séance d'alimentation nocturne chez cette espèce en Alaska en dépit d'importantes contraintes énergétiques. De même, Heath et al. (2006) affirment que la plongée nocturne chez l'Eider à duvet de la baie d'Hudson est extrêmement rare en hiver et ceci malgré un cas extrême de contraintes temporelles et énergétiques. Des observations réalisées de nuit de façon opportuniste sur des Garrots d'Islande au cours de l'étude présentée dans le présent ouvrage n'ont pas permis de détecter d'activité alimentaire nocturne et ce, malgré une intense activité d'alimentation diurne témoignant des besoins énergétiques pressants (Laforge 2010). On peut en conclure que les *Mergini* sont généralement diurnes quoique capables d'alimentation nocturne et que la contrainte temporelle en hiver est probablement réelle.

Les *Mergini* qui sont abordés dans cet ouvrage sont des prédateurs d'invertébrés benthiques dont les principaux groupes sont les bivalves, les gastéropodes, divers crustacés, surtout amphipodes et décapodes, et certains annélides (Cottam 1939). Cette stratégie alimentaire implique nécessairement que les canards de mer rejoignent le fond lors de leurs plongées, avec tous les coûts énergétiques inhérents. Comme les capacités de plongée semblent varier d'une espèce à l'autre, cette stratégie alimentaire suggère aussi que la profondeur du fond joue un rôle important dans les patrons spécifiques de répartition spatiale des *Mergini*. La principale exception à cette règle est l'Harelde kakawi lorsqu'elle s'alimente de crustacés pélagiques (White et al. 2009). Une autre propriété intéressante du régime alimentaire des *Mergini* réside dans l'apparente pauvreté énergétique des proies consommées ($1.47 \pm 0.60 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{ph}$ pour les bivalves comparativement à

$5.53 \pm 1.53 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ph}$ pour les poissons, voir Tableau 2.3). En effet, les proies sont ingérées entières mais plusieurs possèdent un exosquelette indigeste. Les *Mergini* ingèrent donc une grande proportion de matière réfractaire dans un repas, ce qui contribue à maintenir un faible contenu énergétique de leur régime.

1.4 LE CAS DU GARROT D'ISLANDE DE LA POPULATION DE L'EST DE L'AMÉRIQUE DU NORD

Le Garrot d'Islande de la population de l'Est de l'Amérique du Nord constitue un enjeu de conservation pour les gestionnaires de la faune. Il s'agit d'une petite population estimée au plus à 6800 individus (Environnement Canada 2011). La majorité de ses effectifs hiverne dans les milieux côtiers le long de la rive nord de l'estuaire du Saint-Laurent selon un patron de répartition très groupé (Robert et Savard 2006; Chapitre III (Ouellet et al. 2010b)). Par exemple, plus de 65 % des effectifs se répartissent le long de 300 km de côte et ce, durant plusieurs mois de l'année (voir Chapitre III (Ouellet et al. 2010b)). Fait intéressant, les travaux de suivi des déplacements des individus et de la répartition spatiale de la population ont montré que l'essentiel des effectifs de cette petite population menacée, quoique migratrice, passe l'ensemble de son cycle annuel à l'intérieur des frontières du Québec (Robert et al. 2002; Environnement Canada 2011). Ce patron de répartition particulier rend cette petite population très vulnérable à la dégradation des habitats côtiers, entre autres par la contamination et les déversements d'hydrocarbures (Robert et al. 2000a). Certaines de ses zones de concentration sont connues pour les niveaux élevés de contaminants de leurs sédiments (Lee et al. 1999; Parsons et Cranston 2006; Fraser et al. 2011). Par exemple, la baie des Anglais qui supporte de grands nombres d'individus annuellement compte parmi les tronçons côtiers les plus lourdement contaminés par les biphényles polychlorés (BPC) au Canada (Lee et al. 1999). De plus, une partie de la population hiverne dans la baie des Chaleurs, qui a été exposée durant des décennies à des apports en métaux lourds issus de rejets industriels (Parsons et

Cranston 2006; Fraser et al. 2011). Les risques de déversements d'hydrocarbures sont réels avec le passage de milliers de navires annuellement dans la voie maritime du Saint-Laurent ainsi qu'avec les projets de prospection pétrolière actuellement en cours. D'autres menaces qui pèsent sur cette population sont l'exploitation forestière et l'ensemencement d'ombles de fontaines dans les lacs généralement dépourvus de poissons qui sont utilisés durant la nidification (Robert et al. 2000a).

Les ressources qui attirent l'espèce dans les quelques zones de concentration de son aire d'hivernage ne sont pas connues. Des informations fragmentaires suggèrent que son régime alimentaire dans le système marin du Saint-Laurent soit différent de celui qui a été décrit sur la côte Pacifique où l'espèce est abondante. En effet, la moule bleue est la principale proie de cette espèce sur la côte Pacifique (Koehl et al. 1982; Vermeer 1982), mais des auteurs qui ont examiné des contenus digestifs de Garrots d'Islande récoltés dans le Saint-Laurent ont observé très peu de moules bleues (Savard 1990; Bourget et al. 2007). Le patron de répartition très particulier du Garrot d'Islande de la population de l'Est de l'Amérique du Nord ainsi que les menaces qui pèsent sur sa survie et le manque d'information sur les ressources qui la supportent ont mené à sa désignation au statut de préoccupant par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC 2002).

La qualité de l'habitat hivernal du Garrot d'Islande est probablement d'une importance primordiale pour cette espèce étant donné les importantes concentrations d'individus et la longue durée de leur séjour sur les aires d'hivernage (Robert et al. 2003; Robert et Savard 2006; voir Chapitre III (Ouellet et al. 2010b)). Pourtant, les ressources et les processus naturels qui supportent la population durant la longue période d'hivernage n'ont jamais été identifiés puisque l'habitat hivernal n'a jamais été décrit. Par conséquent, aucun plan de restauration du milieu ne serait possible dans le cas d'une perturbation catastrophique étant donné que l'état initial du milieu est inconnu. De plus, le suivi de l'exposition aux contaminants nécessite une connaissance approfondie du réseau trophique.

La masse corporelle hivernale du Garrot d'Islande (978 ± 195 g. sexes groupés, voir Tableau 2.1) le situe sur la médiane du spectre des tailles corporelles observé chez les *Mergini*. Dans une perspective énergétique, cette situation suggère que la réaction du Garrot d'Islande face aux contraintes hivernales se trouve sur une charnière entre celle des espèces de petite taille, présumées subir le plus gravement ces contraintes, et celle des espèces de grande taille qui sont présumées en être davantage affranchies.

Le Garrot à œil d'or est une espèce fortement apparentée au Garrot d'Islande (Livezey 1995) et très similaire sous plusieurs points de vue (Eadie et al. 1995, 2000). Il hiverne en abondance dans l'aire d'hivernage du Garrot d'Islande et comme lui, il semble préférer les faibles profondeurs. Cependant, à la différence du Garrot d'Islande, le Garrot à œil d'or n'est pas désigné menacé. Toutes ces similitudes, de même que leur apparente sympatrie, font du Garrot à œil d'or un compétiteur tout indiqué pour le Garrot d'Islande dans le système marin du Saint-Laurent.

1.5 LA QUÊTE ALIMENTAIRE

La quête alimentaire est une activité complexe qui se décompose en une série d'étapes. Ces étapes prennent place à plusieurs niveaux organisationnels, soit du paysage au niveau cellulaire, et chacune impose des choix. L'animal doit d'abord choisir une parcelle d'alimentation. Dans cette parcelle, il doit trouver et capturer une proie. Il existe des proies qui peuvent être ingérées immédiatement, il en existe d'autres dont l'ingestion nécessite une certaine part de manipulation. Vient ensuite la digestion mécanique, dont la durée est régulée par la quantité de matière réfractaire présente dans le bol alimentaire (Guillemette 1994), suivie de la digestion chimique. Le processus se termine avec l'assimilation des nutriments et leur transport dans le système sanguin vers les sites de stockage ou d'utilisation. Chacune de ces étapes coûte de l'énergie et du temps et chacune peut contribuer à réguler le taux

d'assimilation de l'énergie et des nutriments (Whelan et Brown 2005; Whelan et Schmidt 2007).

Les animaux doivent accomplir leur quête alimentaire de manière à satisfaire ou respecter, selon le cas, deux quotas : le quota énergétique et le quota volumétrique. Le quota énergétique représente la quantité d'énergie qui doit être acquise dans une journée. Il s'agit d'une limite minimale qui doit être atteinte et, si possible, dépassée. Cette limite est déterminée principalement par le besoin de compenser les dépenses énergétiques quotidiennes ou celui d'accumuler des réserves corporelles. Par exemple, les femelles eiders à duvet en période de pré-ponte de même qu'une variété de limicoles en période pré-migratoire exhibent une activité hyperphagique expliquée par leur besoin d'accumuler les réserves corporelles nécessaires à une certaine période de l'année (Guillemette 2001; Kvist et Lindström 2003). Le quota volumétrique est limité par la quantité de proies qui peut être digérée dans une journée. Cette limite est imposée par des facteurs comme la contenance du système digestif, la durée de la digestion et, chez les animaux capables de vol, l'obligation de maintenir une masse corporelle la plus basse possible afin de maintenir leur capacité de vol. La contrainte liée au quota volumétrique a été mise en évidence chez l'Eider à duvet par Guillemette (1994). La stratégie alimentaire de cette espèce consiste à se gaver de nourriture et à alterner les séances d'ingestion et de digestion (Guillemette et al. 1992). Mais la masse ajoutée d'un repas trop volumineux peut rendre les individus temporairement inaptes au vol (Guillemette 1994). Le quota volumétrique est donc une limite maximale qui ne peut être dépassée. Une courte durée de digestion pourrait contribuer à atténuer l'effet de cette contrainte, mais une digestion accélérée est désavantageuse car elle permet à l'animal de ne soutirer qu'une fraction des nutriments disponibles dans son régime alimentaire. La condition physique et même la survie de l'animal se jouent sur sa capacité à choisir ses proies de manière à satisfaire le quota énergétique avant l'atteinte du quota volumétrique.

1.6 PRÉSENTATION DES PROIES DES *MERGINI*

Les deux principaux groupes de proies exploitées par les *Mergini* sont des mollusques et des crustacés (Cottam 1939). Les crustacés sont ceux qui possèdent la meilleure valeur énergétique (voir Tableau 2.3) mais ce sont des organismes mobiles qui peuvent se dissimuler. Leur exploitation nécessite probablement un investissement de temps dans les étapes pré-ingestion. Les mollusques, principalement les épibenthiques comme les moules et les gastéropodes, sont des proies généralement abondantes et de capture probablement plutôt aisée avec un temps de recherche minimal. Cependant, ils offrent une faible valeur énergétique et leur exploitation impose donc l'ingestion de plus grandes quantités. De toute évidence, les deux groupes de proies offrent différents avantages et inconvénients et les deux groupes peuvent contraindre l'organisation du budget énergétique et temporel d'un prédateur. Il n'était pas dans les objectifs de cette étude de comparer le rapport coûts : bénéfices des proies des *Mergini* qui, au reste, est probablement propre à chaque espèce de prédateur.

1.7 LES PRESSIONS ET CONTRAINTES ÉNERGÉTIQUES

La quête alimentaire des *Mergini* est réalisée sous l'effet de nombreuses contraintes et pressions. Une contrainte est définie ici comme un facteur qui freine l'apport énergétique ou qui augmente les dépenses. Il peut agir à n'importe quel niveau d'organisation. Par exemple, il peut s'agir d'un handicap locomoteur qui diminue l'efficacité d'un prédateur ou d'une perte de temps d'alimentation causée par une photopériode courte. Une pression est définie comme un facteur qui incite l'animal à déployer davantage d'efforts, souvent en réaction à l'effet d'une contrainte. Les *Mergini* doivent concilier une variété de contraintes et pressions pour maintenir leur équilibre énergétique en hiver. Se nourrissant en plongée, ils sont exposés de façon prolongée à des températures inférieures à leur zone de thermoneutralité

(Jenssen et Ekker 1989; Jenssen et al. 1989; de Leeuw et al. 1999). Les coûts de thermorégulation doivent être compensés par des apports alimentaires importants (de Leeuw et al. 1999), quoiqu'une certaine quantité de chaleur corporelle générée par la digestion et l'activité physique soit récupérée (Kaseloo et Lovvorn 2005). La pauvreté nutritive de leur régime alimentaire leur impose de consommer quotidiennement de grandes quantités de proies pour satisfaire ces besoins (Guillemette et al. 1992). Toutefois, les *Mergini* ont des ailes plutôt petites, une charge alaire élevée et des capacités d'envol plutôt médiocres (Guillemette et Ouellet 2005; Ouellet et al. 2008). La contrainte aérodynamique les incite à éviter de s'alourdir et à étaler leur ingestion sur une longue période. Par conséquent, j'en conclus qu'il existe un nombre maximal de proies qui peuvent être ingérées au cours d'un même repas. La courte photopériode hivernale et le long temps nécessaire pour digérer des proies protégées par un exosquelette (Guillemette 1994, 1998) posent une limite au nombre de repas qui peuvent être pris quotidiennement par des prédateurs diurnes. De plus, la surveillance des prédateurs et l'évasion de leurs attaques (Bednekoff 2007; Brown et Kotler 2007), l'interférence par des compétiteurs (Ens et Goss-Custard 1984) et les conditions défavorables (Heath et Gilchrist 2010) provoquent probablement des pertes de temps d'alimentation. En conclusion, l'horaire et le budget énergétique des *Mergini* en hiver sont probablement très serrés. Des données empiriques tendent à confirmer cette proposition. Laforge (2010) a observé en effet que le temps alloué à l'alimentation chez le Garrot d'Islande en hiver représente jusqu'à 75 % de son budget de temps quotidien. Goudie et Ankney (1986) ont rapporté près de 70 % chez l'Arlequin plongeur et au-delà de 80 % chez l'Harelda kakawi. Bergan et al. (1989) ont rapporté 69 % chez le petit Garrot.

La survie et la valeur sélective d'un animal dépendent fortement de sa capacité à maintenir son équilibre énergétique. En retour, l'équilibre énergétique est tributaire des choix réalisés par l'animal. Lorsque leur équilibre énergétique est mis à l'épreuve, les *Mergini* peuvent le maintenir en augmentant leurs apports énergétiques

et en réduisant leurs dépenses ainsi que l'effet des facteurs limitants. Augmenter les apports énergétiques peut se réaliser en consommant davantage de proies (Guillemette et al. 1992; Cruz-Rivera et Hay 2000), en consommant des proies de meilleure qualité (Caraco et al. 1990) et en améliorant les performances digestives (Guillemette 1998; van Gils et al. 2003a). Une augmentation du nombre de proies devrait impliquer une augmentation du temps passé en récolte et en digestion. Or, la digestion des proies protégées par un exosquelette et les courtes photopériodes hivernales laissent supposer que la capacité de certains *Mergini* à augmenter leur allocation de temps à l'alimentation soit plutôt limitée. Améliorer la qualité de leurs proies pourrait réduire le temps de digestion mécanique mais ça ne devrait être possible que dans la mesure où le temps de recherche n'est pas augmenté, d'où l'importance de la sélection d'un habitat de qualité (Kirk et al. 2007, 2008). Chez les oiseaux aptes au vol, la réduction des dépenses énergétiques peut se réaliser par l'exploitation d'habitats et de proies qui permettent des économies de temps et d'énergie (Kirk et al. 2007, 2008). L'exploitation d'habitats d'alimentation à faible profondeur offre le double avantage de minimiser les coûts de natation et la durée de l'exposition à l'eau froide (de Leeuw et al. 1999). Minimiser le partage de proies avec d'autres espèces devrait réduire les risques de raréfaction des proies. Le maintien d'un créneau le plus exclusif possible devrait donc épargner aux *Mergini* l'obligation d'allouer du temps et de l'énergie dans la recherche et le déplacement vers d'autres parcelles d'alimentation (Pelletier et al. 2008).

1.8 NOTIONS THÉORIQUES DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

Le comportement alimentaire d'un prédateur ainsi que les choix qu'il fait peuvent généralement être expliqués par deux cadres théoriques, soit le principe d'exclusion compétitive et la théorie de la quête alimentaire.

1.8.1 L'exclusion compétitive et la partition des ressources

La compétition interspécifique résulte d'interactions antagonistes entre des espèces et son enjeu est l'exploitation d'une même ressource qui n'est pourtant disponible qu'en quantité limitée (Krebs 2009). La compétition exerce un effet néfaste dans la quête alimentaire des animaux. Elle cause une augmentation du coût d'exploitation des ressources en réduisant leur abondance ou leur accessibilité. Si les ressources en question sont fixes dans l'espace ou très peu mobiles, comme par exemple des proies benthiques et sessiles, la compétition ne peut agir qu'à la condition que les répartitions spatiales des compétiteurs soient sympatriques. Or, la sympatrie n'a de sens que si elle est ancrée dans un cadre spatial bien défini. Par exemple, les individus de deux espèces peuvent s'alimenter dans des parcelles distinctes sans aucune possibilité d'interaction, mais paraître sympatriques si on examine leurs répartitions à une échelle spatiale grossière. Ceci démontre la nécessité de préciser la résolution spatiale utilisée lorsqu'on aborde le sujet de la compétition. Le principe de l'exclusion compétitive affirme que deux espèces qui exploitent la même ressource de la même manière, au même endroit et au même moment ne peuvent coexister (Hardin 1960). Si ces deux espèces dépendent entièrement de l'exacte même ressource, une espèce devrait éventuellement supplanter l'autre. Par conséquent, toutes les espèces d'une communauté ne peuvent se nourrir exactement des mêmes proies. La sélection naturelle exerce une pression qui incite les espèces à diverger dans des niches distinctes et à partitionner les ressources (MacArthur et Levins 1964; Kotler et Brown 2007). En accord avec le concept de Hutchinson (1957), la compétition contribue donc à définir les limites de la niche réalisée. Le terme partition est défini ici comme une répartition des ressources de manière à peu près exclusive entre les espèces, ce phénomène s'oppose au partage des ressources où plusieurs espèces exploitent une portion d'une même ressource. On peut donc s'attendre à ce qu'au cours de leur évolution, les *Mergini* se soient répartis dans des niches les plus exclusives possible de manière à minimiser le chevauchement de leurs

régimes alimentaires. Le phénomène de partition des ressources s'opère généralement entre les espèces sur la base de leurs avantages compétitifs propres, en accord avec le principe de sélection directionnelle (*character displacement*, MacArthur et Levins 1964). Il peut s'agir, comme dans le cas de canards barboteurs, d'une caractéristique de la morphologie du bec qui prédispose une espèce à l'exploitation d'un type de proie (Nudds et Bowlby 1984; Brochet et al. 2011). Il peut aussi s'agir d'une différence interspécifique dans les aptitudes locomotrices qui rend une ressource plus ou moins accessible selon les espèces (Bustnes et Lønne 1997; Holm et Burger 2002). Une espèce peut aussi s'établir une niche écologique en tirant parti des avantages compétitifs que lui procure sa masse corporelle, qu'elle soit grande ou petite (Belovsky 1997; Wissinger 1992; Hopcraft et al. 2012).

1.8.2 La théorie de la quête alimentaire

Un second cadre théorique est la théorie de la quête alimentaire (*foraging theory*). Réduite à sa plus simple expression, cette théorie prédit les choix alimentaires des prédateurs et la durée de la période de temps consacrée à l'exploitation d'une parcelle d'alimentation (voir Stephens et Krebs 1986 et Stephens et al. 2007 pour un exposé et une revue de cette théorie). À propos des choix alimentaires, la théorie prédit que les proies consommées par un prédateur font l'objet d'une sélection dont le principal critère est leur profitabilité (Emlen 1966; MacArthur et Pianka 1966; Stephens et Krebs 1986). Le concept de profitabilité est une expression du rapport des coûts et bénéfices associés à l'exploitation d'une proie. Stephens et Krebs (1986) définissent la profitabilité comme le rapport entre le gain énergétique résultant de l'attaque d'une proie sur le temps investi à la manipulation de cette proie. Emlen (1966) et MacArthur et Pianka (1966) détaillaient davantage le concept en comptabilisant explicitement le coût énergétique des étapes pré-ingestion. Symptomatique de la perspective écologiste de ces auteurs, la manipulation désigne la poursuite, la capture et l'ingestion de la proie mais néglige l'ensemble des

processus de digestion. Je propose dans cet ouvrage une définition plus large de la profitabilité, inspirée de Whelan et Brown (2005) et Whelan et Schmidt (2007), qui inclut les coûts à la fois en énergie et en temps de toutes les étapes de la quête alimentaire depuis la recherche de la proie jusqu'à son assimilation. Des exemples empiriques de coûts associés à la quête alimentaire peuvent être trouvés dans de Leeuw et al. (1999) et dans Piersma et al. (2003). Puisque le temps disponible à l'alimentation est lui-même une ressource limitée, à tout le moins des observations le suggèrent fortement chez les *Mergini* en hiver (Goudie et Ankney 1986; Systad et al. 2000; Heath et Gilchrist 2010; Laforge 2010), la récolte et la digestion d'une proie peuvent potentiellement constituer une occasion manquée de prendre une autre proie plus profitable (Stephens et Krebs 1986). L'ampleur du risque que constitue une occasion manquée peut être jaugée par le prédateur avec la connaissance qu'il possède sur les ressources alimentaires disponibles dans la parcelle (van Gils et al. 2003b; Stephens 2007). Cette information est d'autant plus fiable que la disponibilité de ces proies est stable et prévisible (Stephens 2007). L'inclusion ou la non-inclusion d'une proie dans le repas d'un prédateur dépend de son rang dans l'ordre de la profitabilité de toutes les autres proies potentielles présentes dans la parcelle (Stephens et Krebs 1986). Ainsi, à mesure qu'une proie préférée devient rare, sa profitabilité diminue puisque l'effort de recherche augmente. Ceci est expliqué schématiquement dans la Figure 1.3. La profitabilité de cette proie peut chuter au niveau de celle d'une proie de second ordre mais qui, à profitabilité égale, est plus abondante. La théorie de la quête alimentaire prédit que cette proie de second ordre sera incluse dans le repas. Cette série peut se prolonger le long du gradient de profitabilité jusqu'aux proies de dernier ordre ou jusqu'à ce que le prédateur quitte la parcelle. En ce qui concerne la durée de l'exploitation, la théorie prédit qu'un prédateur devrait clore l'exploitation d'une parcelle lorsque son rendement a décliné jusqu'au niveau d'une valeur moyenne régionale, comme l'explique le théorème de la valeur marginale (Charnov 1976; Stephens et Krebs 1986). Cette prédiction met en évidence le fait que la valeur alimentaire d'une parcelle diminue à mesure que

progresses son exploitation. L'interruption implique que le prédateur doive se déplacer vers une autre parcelle en assumant les coûts en temps et en énergie que ce déplacement apporte. La valeur minimale de rendement dépend du coût du déplacement et aussi du niveau de rendement attendu des autres parcelles. Ce modèle de durée d'exploitation d'une parcelle a été supporté, entre autres, par les résultats obtenus par van Gils et al. (2003b) dans une série d'expériences réalisées avec des Bécasseaux maubèches (*Calidris canutus*). Il existe un élément de risque dans la quête alimentaire. Le choix de capturer ou non une proie de même que la décision de quitter une parcelle en espérant obtenir mieux ailleurs constituent en quelque sorte un pari. Par exemple, dans un milieu où la disponibilité des parcelles d'alimentation varie, comme les habitats côtiers nordiques en présence de glace, le prédateur qui quitte une parcelle encoure le risque de n'en trouver aucune autre et d'avoir investi en vain des efforts de recherche.

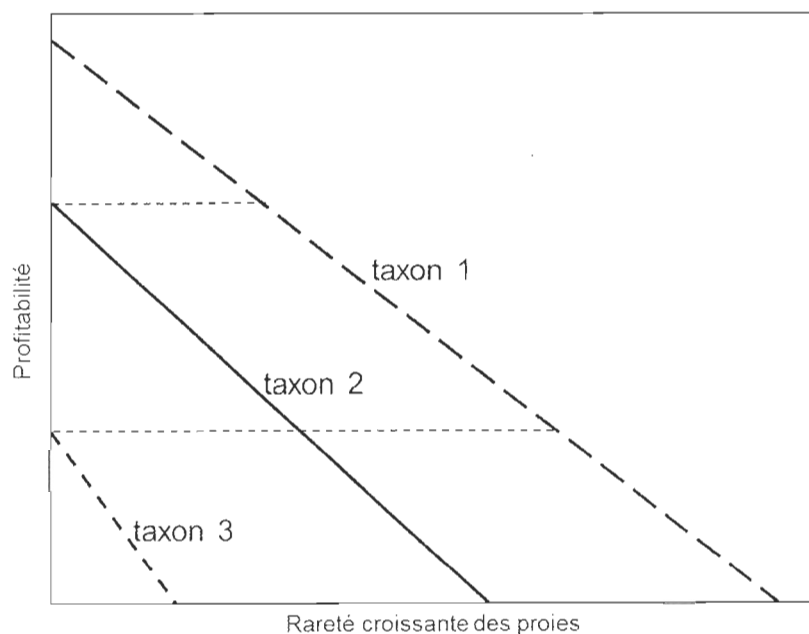


Figure 1.3 Représentation schématique de la règle de décision pour prendre ou éviter une proie. Trois taxons de proie fictifs sont représentés (Modifiée de Fretwell et Lucas 1970).

1.8.3 Miser sur la maximisation du contenu énergétique brut ou net

Différentes proies peuvent être profitables de différentes manières. La profitabilité étant un quotient, elle peut possiblement être élevée pour une proie en raison d'un terme avantageux au numérateur ou bien au dénominateur. Elle pourrait tout aussi bien être semblable chez différentes proies qui pourtant exigeraient des coûts d'exploitation complètement différents. Par exemple, des organismes sessiles protégés par un exosquelette pourraient offrir un apport énergétique médiocre (numérateur) mais si l'effort nécessaire à leur capture (dénominateur) est faible, le rapport peut être avantageux. À l'opposé, des proies mobiles qui offriraient une meilleure valeur énergétique pourraient imposer un effort de recherche et de capture plus important. En ce sens, Elliott et al. (2009) ont démontré que le niveau d'activité de Marmettes de Brünnich (*Uria lomvia*) en plongée différait selon que les individus s'alimentaient dans le domaine pélagique ou benthique. L'exploitation de proies pélagiques requerrait un niveau d'activité supérieur à celui déployé pour des proies benthiques. De plus, les contenus énergétiques mesurés par Litzow et al. (2004) sur des poissons pélagiques étaient supérieurs à ceux mesurés sur des poissons benthiques. Mises ensemble, ces observations supportent l'idée selon laquelle les prédateurs doivent composer avec des coûts et des bénéfices propres à chaque proie. Les prédateurs généralistes peuvent donc être confrontés à des choix (Stephens et Krebs 1986). La situation dans laquelle se trouve un prédateur qui doit choisir entre ces deux options est résumée dans l'hypothèse du compromis entre la qualité, la quantité et la variabilité (Litzow et al. 2004). Cette hypothèse est fondée sur le postulat selon lequel l'attitude des prédateurs peut fluctuer entre la prudence, donc l'aversion pour le risque, et l'attitude du parieur qui accepte un certain risque d'échec dans sa quête alimentaire (Caraco et al. 1980, 1990; Stephens et Krebs 1986; Kacelnik et Bateson 1996). Elle est aussi fondée sur la supposition que la valeur énergétique des proies est en relation directe avec l'effort de capture et en relation inverse avec la probabilité du succès de leur capture. Cette supposition a été validée

entre autres avec des invertébrés marins benthiques (Guillemette et al. 1992), des invertébrés terrestres (Wright et al. 1998) et des poissons (Litzow et al. 2004). Les prédateurs qui optent pour les proies du type faible gain-faible coût-succès stable doivent compenser la pauvreté énergétique de chaque item par l'ingestion d'une grande quantité de proies (Guillemette et al. 1992; Cruz-Rivera et Hay 2000). Le temps étant une ressource limitée, il existe un coût associé à cette stratégie qui est le risque de gaspiller son temps dans l'alimentation sur des proies pauvres avant d'avoir atteint son quota énergétique. À cet effet, certains auteurs ont observé des taux de croissances inférieurs chez des sujets expérimentaux nourris selon cette stratégie, par exemple Wright et al. (1998) avec des poussins Étourneaux sansonnet (*Sturnus vulgaris*) et Cruz-Rivera et Hay (2000) avec des amphipodes marins. En contrepartie, les Guillemots du Pacifique (*Cepphus columba*) observés par Litzow et al. (2004) misaient sur des proies caractérisées par une disponibilité stable et dont l'abondance permettait un taux élevé d'approvisionnement au nid, ceci sans toutefois sacrifier la qualité. Les prédateurs qui préfèrent les proies du type gain et coût élevés-succès incertain misent leur survie sur la qualité (Guillemette et al. 1992; Cruz-Rivera et Hay 2000). Le coût associé à cette stratégie est le risque encouru d'accumuler des échecs de capture et d'épuiser le temps disponible à l'alimentation avant, encore une fois, d'avoir atteint son quota énergétique. L'adoption de cette stratégie est souvent dépendante de la condition physique du prédateur et son occurrence sera expliquée ci-après. En résumé, on peut donc supposer qu'il existe une relation positive entre la valeur sélective d'un prédateur et sa capacité à allouer efficacement son temps et ses efforts de recherche. Autrement dit, à doser les risques de subir un échec de capture.

1.8.4 La règle de la condition physique

Ceci conduit à un autre cadre théorique fort utile dans l'étude de la sélection des ressources qui est celui de la règle de la condition physique (*energy budget rule*). Ce concept est très similaire, à quelques nuances près, à l'hypothèse du compromis

entre la qualité, la quantité et la variabilité. Selon ce concept, les décisions prises par un prédateur dans le processus de sélection de proies tiennent compte de sa condition physique et de sa probabilité de survie à court terme (Stephens et Krebs 1986; McNamara et Houston 1992). La règle de la condition physique prédit qu'un prédateur en mauvaise condition devrait adopter une attitude de parieur et miser sa survie sur l'exploitation de proies de qualité supérieure en assumant le risque d'un échec de capture (Stephens et Krebs 1986; McNamara et Houston 1992). À l'opposé, un prédateur qui jouit d'une condition physique satisfaisante devrait adopter une attitude prudente et miser sur des proies dont le succès de capture est assuré et ce, avec peu d'égard à la qualité de ces proies pour peu qu'elles satisfassent ses besoins. Ce concept a été utilisé à de multiples reprises pour expliquer la sélection des proies par divers prédateurs. Par exemple, Caraco et al. (1990) ont manipulé la condition physique de Juncos aux yeux jaunes (*Junco phaeonotus*) en captivité et la quantité et la variabilité de leur approvisionnement en nourriture. Ils ont ensuite observé les préférences des individus pour une ou l'autre des sources de nourriture. Le comportement d'alimentation des juncos supportait de façon nette la règle de la condition physique. Guillemette et al. (1992) ont démontré un comportement alimentaire lié à la condition physique chez les Eiders à duvet hivernant dans le golfe du Saint-Laurent. Ces auteurs ont observé chez certains individus en mauvaise condition physique une forte propension à s'alimenter de crabes araignées tandis que la plupart des individus s'alimentait de moules. Les crabes ont la capacité de se dissimuler et leur densité numérique est généralement plus faible que celle des moules, leur capture n'est donc jamais assurée. En contrepartie, ils offrent un contenu énergétique beaucoup plus élevé.

1.9 LES OBJECTIFS

L'objectif principal de cette étude est la caractérisation des ressources qui supportent la population de Garrot d'Islande de l'Est de l'Amérique du Nord dans le système marin du Saint-Laurent en hiver. La motivation qui justifie cet objectif est l'acquisition de connaissances sur lesquelles pourront s'appuyer les efforts de conservation de cette population. Une partie de l'originalité de cette étude réside dans l'approche multi-échelles qui a été utilisée dans la poursuite de cet objectif. Mon approche s'est largement inspirée de celle préconisée par Johnson (1980) mais en élargissant encore davantage l'amplitude des niveaux d'échelle. Ceci a fait en sorte que chaque chapitre agisse comme un cadre contextuel pour le chapitre suivant. Il en est allé de même au sein de chaque chapitre où la réponse à une question donnait le contexte pour la question suivante.

D'abord le deuxième chapitre décrit le régime alimentaire de chaque espèce de *Mergini*. Il se déroule à une échelle continentale. Étant donnée l'influence de la masse corporelle dans la consommation et l'acquisition des ressources par les prédateurs, ce chapitre démontre l'effet de la masse corporelle sur la composition et le contenu énergétique du régime alimentaire des espèces. Il permet de situer la niche alimentaire du Garrot d'Islande dans le groupe et de la comparer à celle du Garrot à œil d'or qui possède une masse similaire.

Le troisième chapitre s'intéresse à la sélection d'habitat. Il débute en étudiant la répartition spatiale du Garrot d'Islande à l'échelle du nord-ouest du système marin du Saint-Laurent. Ceci incluait l'Estuaire moyen et maritime, la rive nord du Golfe vers l'est jusqu'à la Minganie, l'île d'Anticosti et toute la péninsule gaspésienne. Ensuite, l'Estuaire moyen et maritime ayant été identifié comme le cœur de l'aire d'hivernage, la résolution de l'étude a été raffinée sur cette entité géographique. C'est à ce niveau d'échelle que l'effet des composantes du paysage sur la répartition spatiale de la population a été testé. Cette étude a aussi quantifié le phénomène de la sympatrie entre le Garrot à œil d'or et le Garrot d'Islande dans son aire d'hivernage à

partir de l'échelle régionale en raffinant la résolution de l'analyse jusqu'à l'échelle du kilomètre. L'étude présentée dans le troisième chapitre a fait l'objet d'une publication dans la Revue canadienne de zoologie en 2010.

Enfin, dans le quatrième chapitre, la sélection de l'habitat est étudiée au niveau de la parcelle d'alimentation, soit en-deçà de l'échelle du kilomètre. Dans ce cas-ci, une parcelle est définie comme un polygone d'habitat apparaissant homogène sur une photographie aérienne à l'échelle 1:15 000. La résolution de l'étude a été ensuite raffinée davantage, délaissant le niveau d'échelle des facteurs environnementaux pour s'intéresser à la morphologie du bec. Finalement, ce chapitre examine quelles sont les proies qui sont sélectionnées parmi la faune invertébrée présente à l'intérieur des parcelles d'alimentation.

Une autre source d'originalité de cette étude était l'adoption d'une approche combinée de la contrainte métabolique et de l'évitement de la compétition interspécifique. Cette combinaison, rarement utilisée dans l'étude de la sélection des ressources, rassemblait des facteurs qui déterminent, respectivement, la niche fondamentale et la niche réalisée des animaux. Une autre source d'originalité résidait dans l'acquisition de données de répartition spatiale en utilisant l'approche par observation directe. Ceci a permis des localisations d'individus avec une fine résolution. Finalement, l'étude des *Mergini*, et de leurs ressources hivernales de surcroît, est originale en elle-même et a comblé des grands besoins d'information.

Le choix de l'aire d'étude utilisée dans le troisième chapitre se justifiait par l'importance relative que représente cette zone dans l'ensemble de l'aire de répartition de cette population. La région définie comme aire d'étude supporte en hiver plus de 60 % de tous les Garrots d'Islande nichant en Amérique du Nord à l'est de la chaîne des Rocheuses (voir Chapitre III (Ouellet et al. 2010b)). Le choix des sites d'étude du quatrième chapitre était basé sur les résultats des inventaires héliportés qui ont été traités dans le troisième chapitre. Les sites ont été sélectionnés

pour leur accessibilité en hiver et pour la probabilité d'y trouver des garrots en tout temps durant l'hiver (Robert et al. 2003).

CHAPITRE II

THE BODY SIZE-DEPENDENT DIET COMPOSITION OF NORTH AMERICAN SEA DUCKS IN WINTER

Jean-François Ouellet^{1,2}, Cécile Vanpé^{2,3}, Magella Guillemette^{1,2}

¹ Québec Océan

² Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie

³ Laboratoire de biométrie et biologie évolutive de l'université Claude Bernard de
Lyon, France

RÉSUMÉ

Les besoins alimentaires quotidiens des animaux sont principalement déterminés par leur masse corporelle. Tandis que les espèces de petite taille affichent un taux métabolique massique et des coûts de thermorégulation élevés, les espèces de grande taille affichent des coûts énergétiques absolus supérieurs. Nous avons donc prédit que le taux métabolique devrait imposer une limite minimale à la quantité de nourriture ingérée quotidiennement, alors que les contraintes aérodynamique et temporelle devraient imposer une limite maximale à la taille des repas ainsi qu'au nombre quotidien de repas. De plus, l'évitement de la compétition devrait inciter les espèces à minimiser le chevauchement de leurs régimes alimentaires. Par conséquent, nous avons prédit l'existence d'une certaine ségrégation alimentaire. Nous avons testé ces prédictions et étudié le rôle de la masse corporelle dans la composition du régime alimentaire des *Mergini* hivernant en Amérique du Nord. Cette étude est entièrement basée sur une revue de littérature avec une emphase particulière accordée à la base de données de régimes alimentaires du *US Bureau of Biological Survey*. Les observations supportaient notre prédiction à l'effet que le contenu énergétique soit en relation négative avec la masse corporelle. La diversité des régimes alimentaire était aussi en relation négative avec la masse corporelle. Nos résultats suggèrent l'existence d'une limite minimale au contenu énergétique d'un régime alimentaire aviaire.

ABSTRACT

Daily food requirements are largely determined by body mass in animals. While small species of birds have higher mass-specific metabolic rates and higher thermoregulatory costs than larger species, larger species have higher absolute energy costs. We thus expect that the metabolic rate sets a lower limit to the daily food intake

of birds, whereas the aerodynamic constraint and the time constraint for diurnal foragers should set an upper limit to the amount of prey items taken in one meal and to the daily number of meals, respectively. Further, avoidance of competition incites the species to reduce the amount of shared prey in their diet. Some diet segregation is therefore to be expected between species. We tested these hypotheses and investigated the role of body mass in the diet composition of sea ducks wintering in North America. This study was based on a literature survey with special emphasis given to the diet data from the former US Bureau of Biological Survey. The data supported our hypothesis that the energy value of winter diet of sea ducks scales negatively with body mass. Diet diversity also scaled negatively with body mass. Our results suggest that there is a lower limit to the energy value of an avian diet.

2.1 INTRODUCTION

An animal must balance energy intake with energy expenditures to maintain body condition. According to the Kleiber's law (Kleiber 1932), which has been validated for a variety of taxa (Nagy et al. 1999; Ellis and Gabrielsen 2002; McNab 2003a), energy expenditures and metabolic rate are correlated to body mass raised approximately to the 0.75 power. Consequently, mass-specific energy requirements scale inversely with body mass. From an ecological perspective, small animals have higher mass-specific metabolic rates and therefore greater energy and nutrient requirements relative to their body mass than large species. As a result, small animals have lower capacities to withstand prolonged periods of food scarcity (Peters 1983).

For a foraging animal, obtaining food can be broken down into a series of activities such as searching for a prey patch, capturing and handling that prey, and digestion while defending against competitors and avoiding predators. Each step in this array of processes takes time and energy and can potentially contribute to regulate the rate of assimilation in a consumer. A vast body of literature emphasizes pre- or post-ingestion processes (Guillemette et al. 1992; Farnsworth and Illius 1998; Guillemette 1998; van Gils and Piersma 2004; Whelan and Brown 2005). The optimal foraging theory predicts (Stephens and Krebs 1986) that a forager should select the food items that maximize long term average rate of energy intake. A foraging animal, however, must also reconcile a variety of constraints and make decisions as to the satisfying tradeoffs. For example, prey preference changes according to ambient temperature, body condition, prey availability, competition pressure and predation risk (Edwards 1983; Caraco et al. 1990; Lima and Dill 1990; Guillemette et al. 1993; Richman and Lovvorn 2003, 2009; Kirk et al. 2007). Also, every constraint is further exacerbated when the daily time available for foraging and processing prey is limited like during winter in temperate and boreal regions (Systad et al. 2000; Holm and Burger 2002; Heath et al. 2006).

Two strategies that allow a forager to achieve energy intake maximization are to rely on food quality and maximize net energy intake or on food quantity and maximize gross energy intake (Lijfeld 1989; Guillemette et al. 1992; Wright et al. 1998; Cruz-Rivera and Hay 2000). On one hand, successful quality strategists and/or energy maximizers avoid filling their gut with average quality food and thereby wasting better opportunities to feed on highly energetic prey. This strategy is associated with a high energy gain for each item ingested, but imposes longer search time and lower encounter rate. Quality strategists are often risk prone and deal with regulating factors such as low food density or prey's ability to escape or hide. On the other hand, quantity strategists must rely on food that ensures a high encounter rate and minimal search time with little regard of energy value. This strategy allows securing a large amount of food items within a short period of time. However, if the energy value of food is low and ingestion rate exceeds the rate of the digestive processes, the forager ends up gorged with food and must structure its foraging activity in several ingestion bouts with intervening rest interludes (Belovsky 1986; Karasov et al. 1986; Guillemette et al. 1992). Obviously, either strategy may severely challenge the energy budget of a time-constrained forager. When offered a variety of prey, a forager must adopt the strategy which offers the best probability to meet its requirements before it runs short of time. According to the energy budget rule, foragers expecting a positive energy balance in the short term are more likely to select prey in the risk-averse fashion whereas the risk-prone behavior is adopted by foragers in poor condition or expecting a negative energy balance (Caraco et al. 1980, 1990; Guillemette et al. 1992; Kacelnik and Bateson 1996).

Wintering sea ducks offer an appropriate system to investigate the role of the body mass in diet composition due to their life history strategies and marine habitats. Sea ducks belong to a monophyletic tribe and are spread over a wide spectrum of body mass (Livezey 1995, 1997; Donne-Goussé et al. 2002). Their coastal habitats are colonized by a variety of potential prey that vary in energy values, numeric

densities and vulnerability to predation. For sea ducks living in open water habitats, the daily energy budget is challenged by the high costs of thermoregulation (Jenssen et al. 1989; Jenssen and Ekker 1989, Richman and Lovvorn 2011), diving (de Leeuw et al. 1999) and flight (Pelletier et al. 2008) as well as the limited energy income due to the low quality of benthic food resources (Thayer et al. 1973; Tyler 1973; Steimle and Terranova 1985; Guillemette et al. 1992). In addition, the daily foraging schedule of these diurnal predators is possibly limited by short winter photoperiods, tidal oscillations and adverse weather (Guillemette 1998; Systad et al. 2000; Holm and Burger 2002; Lewis et al. 2005; Rizzolo et al. 2005; Heath et al. 2006). Their small wings and flight musculature relative to their body mass impose them a laborious take off and any extra weight, like that of a large amount of prey stored in the gut, may impair their take off capability and their ability to evade predators (Guillemette 1994; Guillemette and Ouellet 2005; Ouellet et al. 2008). For these reasons, the adoption of a winter diet that maximizes the probability to achieve energy balance is likely a finely cued process. With respect to Kleiber's law, we expect winter conditions to challenge the daily energy budget of small species more than that of large ones. Small species are therefore expected to show a stronger propensity to forage in the risk-prone fashion and rely on prey with higher quality than large ones. Also, in accordance with the competitive exclusion principle (Hardin 1960), these sympatric sea duck species, in order to coexist and if their resources are limited, should avoid complete niche overlap, either by feeding on different preys, and/or by feeding on same preys but of different size, and/or by feeding on same preys at different time of the day or at different depth.

In this paper, we investigated the diet of sea duck species wintering in North American coastal environments. We specifically tested the hypothesis stating that the energy content of the winter diet of sea ducks scales negatively with their body mass. Such a relationship was reported by Goudie and Ankney (1986) on a local scale for four sea duck species. Here, we tested our hypothesis at the scale of North America

with 12 species. Also, these authors observed a negative relationship between diet diversity and body mass and we hypothesized that the winter diet of larger species is focused on a narrower variety of prey than smaller species.

2.2 METHODS

2.2.1 Diet composition

We used a data set from the former Bureau of Biological Survey of the United States Department of Agriculture (hereafter USBS) spanning several decades (1885 to 1965). The USBS brought together a vast collection of waterfowl specimens collected across North America by hunters and ornithologists. The digestive tract of the specimens was dissected by the Food Habits laboratory staff and the content of gizzard and esophagus was described quantitatively, tabulated and archived. For each individual bird, the following information were recorded: identification number, species, date and collection location, name of investigator, content of gut relative to the total gut capacity, relative volume of each prey species. We were granted access to the raw data set of these gut content examinations. We focused our investigation on sea ducks species wintering in North America and feeding on marine invertebrates, therefore excluding ichthyophagous *Mergus* species. Our analysis includes only diet composition data obtained through direct gut content examination on specimens collected in coastal waters of North between September and April. No individual ducks were collected specifically for this study. Unfortunately, the information on sex and age of the individuals was generally lacking. This precluded any possibility to take sexual or age-mediated dimorphism into account.

This data set gave emphasis to sea duck wintering grounds that were known at the time of collection, thereby excluding some important wintering grounds discovered recently like those of the spectacled eiders in the Bering Sea (Petersen et al. 1999) and long-tailed ducks in Nantucket Shoals (White et al. 2009). We

supplemented the data set with a literature review for the species that had less than approximately 60 individuals. In such cases, we avoided giving too much weight to a single geographic origin of specimens by using one source from the East and one from the West coast of North America when possible. Sources reporting only frequency of occurrence data were discarded.

Our study of diet composition includes a total of 910 individuals distributed in 12 species as follows : common eider (*Somateria mollissima*; n = 100 individuals from 11 collection sites), king eider (*Somateria spectabilis*; n = 32 individuals from 5 sites), spectacled eider (*Somateria fischeri*; n = 14 individuals from 2 sites), Steller's eider (*Polysticta stelleri*; n = 8 individuals from 3 sites), common goldeneye (*Bucephala clangula*; n = 119 individuals from 7 sites), Barrow's goldeneye (*Bucephala islandica*; n = 70 individuals from 11 sites), bufflehead (*Bucephala albeola*; n = 59 individuals from 22 sites), black scoter (*Melanitta nigra*; n = 59 individuals from 17 sites), surf scoter (*Melanitta perspicillata*; n = 99 individuals from 26 sites), white-winged scoter (*Melanitta deglandi*; n = 185 individuals, unknown number of sites), harlequin duck (*Histrionicus histrionicus*; n = 94 individuals from 10 sites), and long-tailed duck (*Clangula hyemalis*; n = 73 individuals from more than 9 sites).

We focused our analysis at the level of the taxonomic class of prey. We believe relevant to mention that *malacostraca* refers the class grouping amphipods, decapods, and isopods. For computational convenience, categories of prey "unidentified", "other animals", "grit" and "plant remains" were removed from the data set. For each sea duck species, the relative contribution of each prey taxa to the total amount of prey was averaged over each individual in the USBS data set. When additional data sources were necessary, a weighted mean was calculated over each intra-source average values. The use of weighted means equalized the weight of each individual sampled. We used the number of prey taxa in the diet and prey dominance (relative contribution of the most represented taxon in the diet) as an index of diet

diversity. These variables were averaged according to the same procedure as relative contribution for prey. Note that our approach does not account for sexual dimorphism, local variations in diet or prey switches that may occur over the course of a winter; but it has the advantage to damp out the effect of local and annual fluctuations of prey abundance on prey selection by sea ducks.

2.2.2 Body mass

Body mass data were taken from published figures and averaged over multiple sources. Our study includes only data from sources reporting body mass during winter. Mean body mass was calculated according to the following procedure: one mean value for each sex was calculated over each source reporting sexes separately; these sex-specific mean values were averaged into a mean value for the species (both sexes combined). This value was averaged together with mean values from sources reporting sexes pooled in order to provide a mean value for the species. We used weighted mean in all instances except when averaging sexes together. This procedure tended to equalize the weight of each sex and to reduce the potential for bias caused by annual or regional variations in body mass. Standard deviations were not weighted since they were often lacking in published figures. When necessary, values were log-transformed to improve linearity in correlation analyses.

2.2.3 Energy value of diets

Data on energy content of prey taxa were also taken from the literature (see Results). All values were expressed in kilojoules per gram of wet weight including the exoskeleton. When converting from a dry weight to a wet weight basis was necessary we used the moisture content value provided along with the energy content. We calculated the energy value, on a per gram basis, of the gut content for every

specimen in the USBS data base. For each species we calculated a weighted mean over each source of data. Standard deviations were not weighted since they were often lacking in published figures.

2.2.4 Relative intake

In order to calculate the relative daily prey intake needed by sea ducks to match their requirements, we built up hypothetical scenarios where fictive species fed on a unique taxon. Our sample consisted of 12 fictive species under energy balance and weighing from 400 to 2100 g. Prey taxa were bivalves and *malacostraca* which were the most widely represented prey in the diets (see Results). We considered the daily energy requirements to be equal to their daily energy expenditures (DEE) divided by an assimilation efficiency coefficient. Daily energy expenditures were calculated according to the procedure of Miller and Eadie (2006) with their model for all ducks species. This procedure involves calculating the resting metabolic rate which is multiplied by a factor 3 in order to convert it in DEE. Energy content of prey was mean \pm SD (see section 2.3). We used an assimilation efficiency coefficient of 70 % for bivalves as measured by Richman and Lovvorn (2003) on common eiders, and 60 % for *malacostraca* as calculated from Jorde and Owen (1988) on black ducks (*Anas rubripes*). The latter is possibly a conservative value when applied to sea ducks. Sea ducks, being strict carnivorous species in winter are probably not less efficient than the black duck (Longcore et al. 2000) in digesting animal matter.

2.2.5 Phylogenetic constraint

Our sample was constituted of 12 species but only six genera. *Histrionicus*, *Clangula* and *Polysticta* are monospecific genera but *Bucephala*, *Melanitta* and *Somateria* contain three species each. This phylogenetic background gives way to a

potential phylogeny mediated bias since congener species are not independent from one another (Felsenstein 1985, but see McNab 2002). In order to factor out the phylogenetic background, we conducted our analysis at the species and at the genus levels in parallel. We assumed the six genera to be independent taxonomic entities. This assumption is supported by the phylogenies of sea ducks published by Livezey (1995) and Donne-Goussé et al. (2002).

2.3 RESULTS

2.3.1 Body mass

At the inter specific level, body mass ranged from 492 ± 63 g for the bufflehead to 1922 ± 170 g for the common eider (mean \pm SD = 1145 ± 471 g, median = 1056 g; Table 2.1). Species above median were the eiders belonging to the genus *Somateria* and scoters. At the inter genus level, the body masses ranged from 643 ± 58 to 1767 ± 152 g for *Histrionicus* and *Somateria*, respectively. Inter genus mean and median were 1009 ± 434 and 797 g, respectively. The order of increasing body mass is consistent across the two taxonomic levels with the exception that Steller's eider, which belongs to the monospecific genus *Polysticta*, switches from well below median at the inter specific level to above median at the inter genera level.

Table 2.1 Mean body mass (\pm SD) (g) of 12 species and their respective six genera of sea ducks wintering in North America, according to a literature review. Species and genera are presented in increasing order of mass. n represents the total number of individuals included in the mean (see section 2.2.2 for details on computations).

	Body mass		n	Sources
Species				
Bufflehead	492	± 63	99	g, l, n
Harlequin duck	643	± 58	715	a, c, d, f
Long-tailed duck	761	± 64	49	d, m, n
Steller's eider	809		285	c
Common goldeneye	882	± 213	39	b, k, m, n
Barrow's goldeneye	978	± 195	102	b, f, k, m
Black scoter	1133	± 94	105	c, d
Surf scoter	1153	± 35	103	j, n
White-winged scoter	1590	± 236	77	c, n
Spectacled eider	1619	± 98	38	h
King eider	1759	± 120	55	c, i
Common eider	1922	± 170	65	d, e
Genera				
Histrionicus	643		1	
Clangula	761		1	
Bucephala	784	± 258	3	
Polysticta	809		1	
Melanitta	1292	± 258	3	
Somateria	1767	± 152	3	

a, Heard et al. (2008); b, Fischer and Griffin (2000); c, Fitzner and Gray (1994); d, P.L. Flint unpublished; e, Goudie and Ankney (1986); f, Guillemette (1991); g, Henny et al. (1981); h, Lovvorn et al. (2003); i, F. Merkel unpublished; j, Ohlendorf et al. (1991); k, J.-F. Ouellet unpublished; l, Ryan (1972); m, Savard (1990); n, Vang Hirsch (1980).

2.3.2 Diet composition and diversity

The most widely represented prey classes in the diet of sea ducks were bivalves (mean \pm SD = 50.1 ± 32.2 %), *malacostraca* (23.7 ± 23.2 %) and gastropods (13.7 ± 10.0 %) (Table 2.2). These taxa were present in the diet of almost every species, although in varying amount. Figure 2.1 shows at the species level an increasing contribution of bivalves with increasing body mass (arc-sine transformed values, $r_{\text{Pearson}} = 0.694$; $p = 0.012$) and the opposite trend for *malacostraca* (arc-sine transformed values, $r_{\text{Pearson}} = -0.530$; $p = 0.076$). The same trend was observed at the genus level (bivalves: $r_{\text{Pearson}} = 0.818$; $p = 0.047$; *malacostraca*: $r_{\text{Pearson}} = -0.688$; $p = 0.131$) with arc-sine transformed values. The common goldeneye exhibited the largest contribution of *malacostraca* (81.8 ± 26.0 %) and the smallest contribution of bivalves (3.5 ± 14.4 %) (Fig. 2.1). Gastropods tended to be more largely represented in the diet of smaller species or genera than in larger ones (Table 2.2).

The prey dominance, as an index of diet diversity, scaled positively with body mass (Fig. 2.2A) (log transformed values, $r_{\text{Pearson}} = 0.642$; $p = 0.024$ and $r_{\text{Pearson}} = 0.750$; $p = 0.086$ for species and genus levels, respectively). The number of prey taxa in the diet seemed poorly related to body mass at either taxonomic level (Fig. 2.2B) (log transformed values, $r_{\text{Pearson}} = -0.492$; $p = 0.104$ and $r_{\text{Pearson}} = -0.744$; $p = 0.090$ at the species and genus levels, respectively).

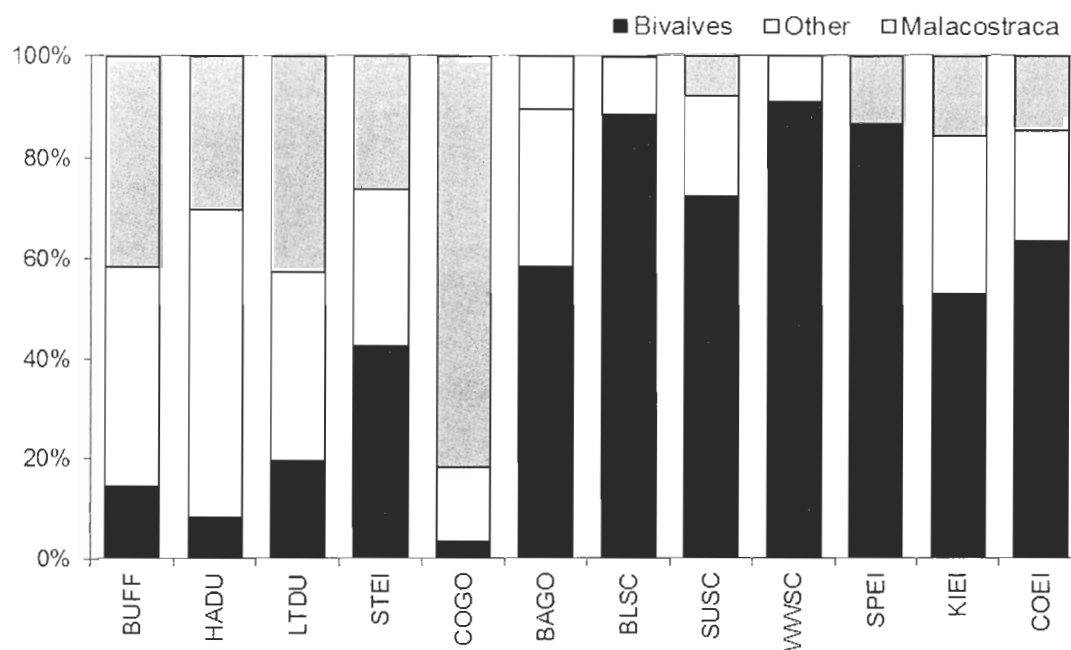


Figure 2.1 Relative contribution of bivalves, *malacostraca* and other prey to the winter diet composition of 12 species of invertebrate eating sea ducks in North America. Species are presented in order of increasing body mass. Species code: BUFF, bufflehead; HADU, harlequin duck; LTDU, long-tailed duck; STEI, Steller's eider; COGO, common goldeneye; BAGO, Barrow's goldeneye; BLSC, black scoter; SUSC, surf scoter; WWSC, white-winger scoter; SPEI, spectacled eider; KIEI, king eider; COEI, common eider.

Table 2.2 Winter diet composition of 12 species of invertebrate eating sea ducks wintering in North America. Values are mean \pm SD percent of either weight or volume. Species are presented in order of increasing body mass. Species code is the same as in Figure 2.1.

		BUFF	HADU	LTDU	STEI	COGO	BAGO
Nb of individuals		59	94	73	8	119	70
Nb of sites		22	10	>9	3	7	11
Moll.	biva.	14.5 \pm 26.4	8.3 \pm 6.2	19.5 \pm 9.5	42.5 \pm 43.5	3.5 \pm 14.4	58.3 \pm 35.6
	gast.	22.6 \pm 31.4	27.5 \pm 12.4	20.1 \pm 15.2	31.1 \pm 32.8	1.7 \pm 6.3	13.5 \pm 8.2
	poly.	0.9 \pm 5.4	12.1 \pm 8.2	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1
	others	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4	0.5 \pm 0.6	0.0 \pm 0.0	0.5 \pm 4.2	1.5 \pm 2.2
Crus.	mala.	41.5 \pm 39.2	30.3 \pm 21.1	42.6 \pm 18.7	26.3 \pm 40.5	81.8 \pm 26.0	10.3 \pm 8.0
	cirr.	0.6 \pm 2.3	1.2 \pm 1.9	0.4 \pm 0.7	0.1 \pm 0.4	0.3 \pm 1.5	6.8 \pm 6.8
	others	9.6 \pm 16.1	1.5 \pm 2.9	9.0 \pm 8.6	0.0 \pm 0.0	8.8 \pm 17.1	5.9 \pm 39.8
Echi.	aste.	0.0 \pm 0.0	0.9 \pm 1.3	0.0 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1
	ophi.	3.4 \pm 16.4	0.2 \pm 0.9	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
	echi.	0.0 \pm 0.0	0.8 \pm 1.1	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1
	holo.	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
Anne.		3.9 \pm 14.5	0.9 \pm 3.6	0.7 \pm 1.6	0.0 \pm 0.0	0.6 \pm 5.9	0.6 \pm 1.3
Fish		3.1 \pm 14.5	16.0 \pm 15.6	7.0 \pm 5.7	0.0 \pm 0.0	2.7 \pm 11.6	2.8 \pm 4.1
Sources		a	a, b, c	a, b, d	a	a	a, e, f

Table 2.2 Continued

		BLSC	SUSC	WWSC	SPEI	KIEI	COEI
Nb of individuals		59	99	185	14	32	100
Nb of sites		17	26	n.a.	2	5	11
Moll.	biva.	88.7 \pm 25.7	72.4 \pm 41.2	91.1 \pm 3.3	86.2 \pm 68.2	53.0 \pm 39.1	63.6 \pm 43.9
	gast.	5.0 \pm 17.3	9.2 \pm 26.9	5.9 \pm 4.1	0.1 \pm 0.7	13.2 \pm 19.9	14.1 \pm 30.1
	poly.	0.1 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.5 \pm 7.3	0.1 \pm 0.7
	others	0.9 \pm 5.1	0.7 \pm 4.7	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.4 \pm 2.0	0.0 \pm 0.0
Crus.	mala.	0.3 \pm 1.7	7.8 \pm 23.7	0.2 \pm 1.1	13.1 \pm 64.9	15.5 \pm 29.6	14.6 \pm 28.9
	cirr.	4.2 \pm 17.5	2.7 \pm 13.0	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.4	0.8 \pm 3.1	1.1 \pm 5.4
	others	0.0 \pm 0.1	0.3 \pm 1.7	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.4	0.1 \pm 0.5
Echi.	aste.	0.5 \pm 3.9	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.4	3.5 \pm 14.9	2.1 \pm 10.9
	ophi.	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 2.2
	echi.	0.1 \pm 0.4	1.7 \pm 12.3	2.8 \pm 2.2	0.3 \pm 1.5	6.2 \pm 19.0	2.9 \pm 14.4
	holo.	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.3
Anne.		0.0 \pm 0.0	1.1 \pm 10.1	0.0 \pm 0.3	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 1.0	1.0 \pm 8.5
Fish		0.3 \pm 2.3	4.0 \pm 17.7	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.4	5.5 \pm 18.0	0.2 \pm 1.8
Sources		a	a	d, g	a, h	a	a

a, USBS; b, Goudie and Ankney (1986); c, Vermeer (1983); d, Vang Hirsh (1980); e, Koehl et al. (1982); f, Savard (1990); g, Stott and Olson (1973); h, Lovvorn et al. (2003); i, Merkel et al. (2007).

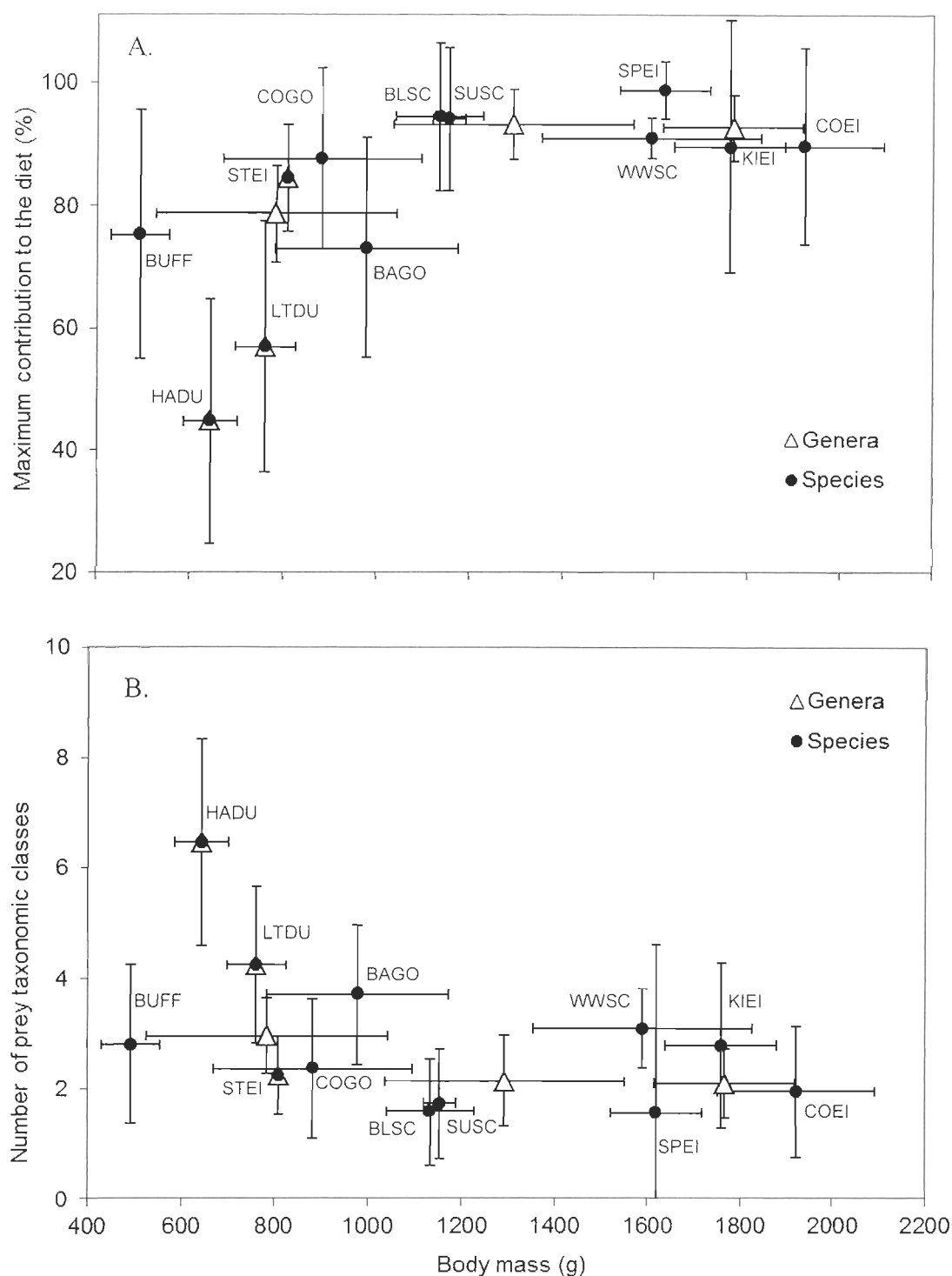


Figure 2.2 Diagrams showing the relationship between two diet diversity indicators and body mass: the maximum \pm SD prey contribution to the diet (A) and the number \pm SD of prey taxonomic classes (B) in the winter diet of invertebrate eating sea ducks in North America. Species code is the same as in Figure 2.1. The sequence of genera in order of increasing body mass is *Histrionicus*, *Clangula*, *Bucephala*, *Polysticta*, *Melanitta* and *Somateria*.

2.3.3 Energy value of prey

Mean energy value of invertebrate prey ranged from 1.260 ± 0.712 to 3.503 ± 1.123 $\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ww}$ for echinoids and *malacostraca*, respectively (Table 2.3). Bivalves and gastropods were at the lower end of the range of values with 1.47 ± 0.60 and 1.83 ± 1.18 $\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ww}$. Holothuroids were nearly similar to *malacostraca*. Fish were well above the range of value of invertebrates with 5.53 ± 1.53 $\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ww}$. Energy value of these organisms scaled negatively with their locomotor capacities, with holothuroids as the exception. Lowest values were found in sessile or slow moving and hard shelled organisms like echinoids, bivalves or gastropods. In contrast, highly mobile organisms like *malacostraca* or fish had the highest energy values.

Table 2.3 Mean energy value (\pm SD) ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ww}$) of the most common prey taxa found in the winter diet of 12 species of sea ducks wintering in North America according to a literature review.

Phylum	Class	Mean \pm SD		Range	Source
Mollusks	bivalves	1.47	\pm 0.60	0.39 - 2.65	a, c, d, e, f, g, h, j, k
	gastropods	1.83	\pm 1.18	0.74 - 3.08	c, e, h
Echinoderms	holothuroids	3.40	\pm 3.40	3.40 - 3.40	h
	echinoids	1.26	\pm 0.71	0.58 - 2.00	a, b, h
	ophiuroids	2.05	\pm 0.37	1.66 - 2.67	f, h, i
	asteroids	2.69	\pm 0.65	2.08 - 3.40	a, h
Crustaceans	cirripeds	2.05	\pm 0.05	2.01 - 2.08	k
	malacostraca	3.50	\pm 1.12	1.46 - 5.40	a, b, c, h, j, k
Annelids	polychaetes	3.03	\pm 0.89	2.03 - 4.07	a, f, k
Chordates	fish and fish eggs	5.53	\pm 1.53	1.70 - 10.60	h, k

a, Brawn et al. (1968); b, Guillemette et al. (1992); c, Jorde and Owen (1988); d, Larsen and Guillemette (2000); e, M. Guillemette unpublished; f, Rumohr et al. (1987); g, Richman and Lovvorn (2004); h, Steimle and Terranova (1985); i, Thayer et al. (1973); j, Tyler (1973); k, Vermeer and Devito (1986).

2.3.4 Scaling of the energy value of diets

The energy value of diet was negatively correlated with body mass and the results are consistent across taxonomic levels ($EC = 1.644 M_b^{-0.433}$; $r_{\text{Pearson}} = -0.692$; $p = 0.013$, and $EC = 1.888 M_b^{-0.512}$; $r_{\text{Pearson}} = -0.813$; $p = 0.049$ for the species and genus levels, respectively, where EC is energy content in $\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ww}$ and M_b is body mass in g) (Fig. 2.3). The relationship was still apparent after breaking down the data set in Atlantic ($r_{\text{Pearson}} = -0.788$; $p = 0.007$; $n = 10$ species) and Pacific ($r_{\text{Pearson}} = -0.532$; $p = 0.075$; $n = 12$ species) coasts (results not shown).

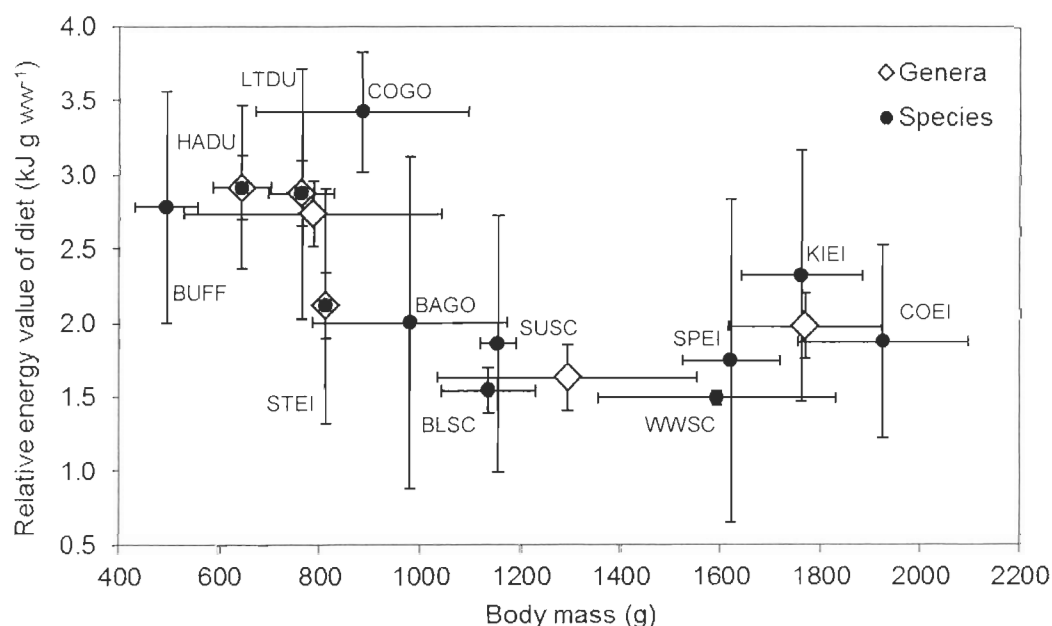


Figure 2.3 Diagram showing the energy value \pm SD ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ww}$) of the winter diet of 12 species and their respective six genera of sea ducks wintering in North America according to a review of the literature. Species code is the same as in Figure 2.1. The sequence of genera in order of increasing body mass is *Histrionicus*, *Clangula*, *Bucephala*, *Polysticta*, *Melanitta* and *Somateria*.

2.3.5 Relative intake

If every species fed on the same unique prey taxon, small species would require a larger intake relatively to their body mass than would large species, regardless of prey taxon (Fig. 2.4). A diet based on the sole bivalves imposes a larger intake than one based on *malacostraca*, regardless of body mass. Figure 2.4 shows that an average harlequin duck (body mass: 643 g) feeding exclusively on bivalves would require daily an intake nearly twice its body mass (140 %). If it fed on *malacostraca* only, its daily intake would represent 70 % of its body mass. The difference between the relative intakes inherent to these two exclusive diets is 70 %. This discrepancy holds for common eider as well, but with smaller relative intake and with smaller difference between the bivalve intake and the *malacostraca* intake. This contrast between both exclusive diets is sharp despite that we possibly used a conservative assimilation efficiency coefficient for *malacostraca*.

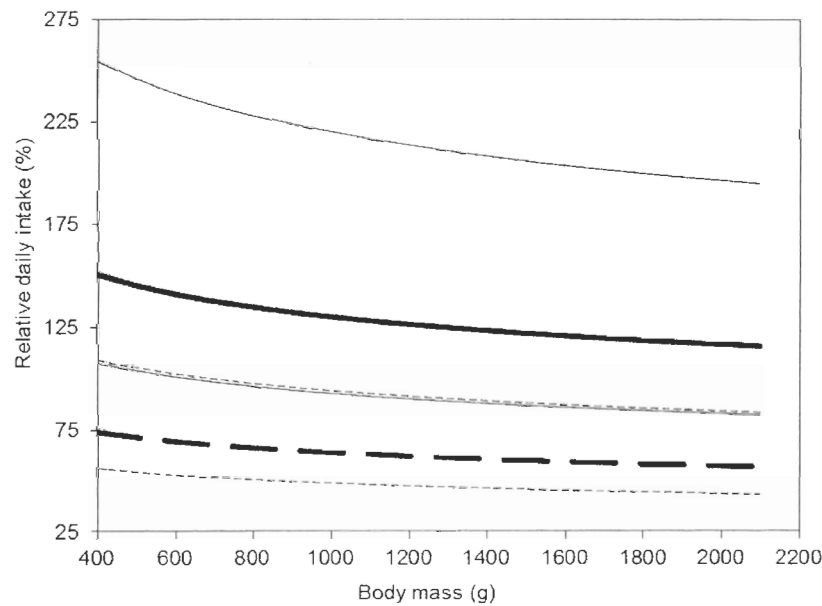


Figure 2.4 Diagram showing the daily prey intake relative to body mass for 12 species of birds. The daily intake was computed according to the procedure of Miller and Eadie (2006) with the model for all species of ducks. The analysis was based on the hypothesis that the species feed exclusively on either bivalves (solid lines) or *malacostraca* (dashed lines). Relationships were calculated with mean (bold lines) \pm SD (thin lines) energy values (same as in Table 2.3) (see section 2.2.4 for calculations).

2.4 DISCUSSION

In support to our first hypothesis, our analyses revealed the existence of a relationship between the body mass and the energy value of the winter diet of sea ducks. This relationship was consistent across two taxonomic levels and both the Atlantic and Pacific coasts despite large differences in their benthic communities. This result is consistent with Goudie and Ankney's (1986) findings with a smaller array of species over a smaller spatial scale. Despite a benefit in a phylogenetic aspect, the aggregation of species into genera reduced the variability by half. For example, the *Bucephala* genus contains the smallest species together with two medium sized species. Therefore, an average *Bucephala* is probably a weak representation of either species. In this line of thought, we must not be too strict about statistical significance level in analyses at the genus level. Our dataset did not discriminate the highly energetic fish eggs from fish flesh. Fish were more widely represented in the diet of the harlequin duck and it is probable that a significant portion of these items were actually eggs (Fischer and Griffin 2000; Rodway et al. 2003; Bond and Esler 2006). The energy content of the harlequin's diet was probably underestimated, making the relationship even less steep than reality.

If we examine this relationship from the upper end of the mass spectrum, we see an increasing quality of the diet as the body mass of the consumers decreases. This is consistent with Kleiber's law (Kleiber 1932) stating that small species have higher mass-specific food requirements than large species. We conclude that smaller species adhere to the prey quality strategy under a physiological constraint possibly exacerbated by a tight foraging schedule. However, this explanation is not satisfactory for someone looking at the relationship from the lower end of the mass spectrum. There are probably no physiological constraints that prompt the large sea ducks to take the lowest energy value food.

In larger sea ducks, prey preference is clearly driven by another currency than energy value. A possible alternative currency is maximization of intake rate. Most prey fed upon by larger species, like bivalves and echinoderms, are sessile or nearly so and can reach large numerical densities in suitable habitats. They can be picked up much like an herbivore grazes on grass. This reduces search, capture and handling time to a minimum and it allows a forager to secure a large amount of prey within a short period of time, and to proceed later with digestion should foraging conditions deteriorate. This is a valuable advantage in temporally structured ecosystems like northern coastal environments. In addition, sessile prey also allow their predators to keep track in a glance of their abundance and avoid the risk of an unpredictable prey shortfall.

Conversely, benthic prey often have anti-predator armor such as being protected with a hard mineral exoskeleton, which is swallowed along with the flesh by sea ducks, and have a lower than average energy value. The mechanical crushing of the hard shell by the gizzard of a duck is a lengthy process. Since the digestion rate is much lower than the ingestion rate, the forager ends up gorged with prey items and must structure its foraging activity in a cycle where ingestion bouts alternate with digestion interludes. An extreme example of such a time structure of foraging activity is found in snakes where the digestion of a single meal may last for several days (Secor and Diamond 1995). But in snakes one ingestion bout, often a single prey item, fulfills the food requirements for a long period of time (Beck 1995; Secor and Diamond 1995). In contrast, the poor energy value of their prey forces the sea ducks to repeat the foraging cycle several times in a day in order to ingest the necessary prey biomass. Larger sea duck species seem to forage in a risk averse strategy where the low energy value of the diet and its poor digestibility are weighted against its low cost and low variance.

A diet based on low quality prey may be beneficial to sea ducks as a competition avoidance strategy. If a species adopts the poorest diet it can afford, it

minimizes its number of potential competitors since only species about its own size or bigger can afford to feed on the same array of prey. Bivalves are by far the most widely represented prey in winter diet of sea ducks in North America. However, the mineral shell and low energy value probably precludes smaller sea ducks to feed on them exclusively. Because of scaling effects smaller species would require a daily prey biomass which would constitute a larger proportion of their body mass than it would for larger species (Fig. 2.4). There is a certain number of detrimental consequences that could possibly arise. First, they are limited by of foraging time before their daily intake is completed. It is possible that the small sea duck species could not fit the digestion of such large amount of shell material within their daily schedule. Guillemette et al. (1992) showed that the energy reward per time spent foraging was similar when common eiders fed on either sessile and poorly energetic (i.e., blue mussel) or mobile and more energetic prey (i.e., crabs). This suggests that in a large sized sea duck, the benefit of a high intake rate offered by sessile prey is offset by their lengthy digestion and inversely that the higher energy value of each crab is offset by their inherent lower intake rate. But as shown in Figure 2.4, the difference in relative intake between bivalves and *malacostraca* (i.e., the distance between the two curves) scales inversely with body mass. As a consequence, small species feeding on *malacostraca* rather than on bivalves have more to gain than do larger species. Therefore, bivalves should not be a reliable food base for smaller sea duck species.

Second, sea ducks have typically small wings and flight muscles relative to their body mass and high energy cost of flight (Guillemette and Ouellet 2005; Ouellet et al. 2008; Pelletier et al. 2008) and the added weight of a gut load could severely impair their flight capacity. Guillemette (1994) showed that the amount of mussels taken in a single feeding bout by the common eider may raise its body mass up to a point where the bird can no longer take flight. Flightless sea ducks become easy targets for predators like eagles and seals against which escape dives are not

appropriate. Therefore, in addition to a possible time constraint which urges the small species to ingest a large amount of food daily, small species are confronted with a contradictory predation risk issue that prompts them to keep their body mass as low as possible. In a much similar respect, Bond and Esler (2006) reported that female harlequin ducks exploiting a highly energetic and nearly unlimited food resource did not increase their body mass further than did the females exploiting a much poorer food resource. Based on these observations, these authors put forward that optimizing body mass, rather than maximizing, energy intake is a currency for birds. Of course, large sea ducks are not exempt of the flight capability issue but in contrast with the small species, the amount of food that meets their needs represents a smaller proportion of their body mass (Fig. 2.4).

For these reasons, there seems to be a limit to the amount of low quality prey sea ducks can include in their diet. And, since this limit scales positively with body mass, an individual forager can possibly avoid competition by confining itself to a diet that cannot be afforded by smaller foragers. However, this scaling effect does not completely eliminate the potential for competition and the remaining potential for competition can probably be further avoided with a segregation based on space use and size of prey item. A similar idea of competition avoidance through a scaling mediated diet segregation was put forward by Belovsky (1986). In a comparison of food requirements of herbivores of different body mass this author showed that the amount of shared resources, over which competition may occur, and the amount of exclusive resources in the diet of foragers were largely defined by the scaling of the requirements with body mass. Additional support to this conclusion is found in the study of Goudie and Ankney (1988) in Southeastern Newfoundland. These investigators observed that when in sympatry with black scoter and harlequin duck, common eider and long-tailed duck exploited less energetic prey than they did in a site where scoters and harlequin were virtually absent. In our opinion, competition is a latent threat that must be avoided by foraging sea ducks. We believe that avoidance

of competition contributes to explain the relationship of energy content of the diet with body mass of sea ducks.

2.4.1 Diet diversity

The diet composition of larger species was less diversified than that of small species, confirming our second hypothesis. In larger species a single prey category dominates largely in the diet. In contrast, such single prey dominance was less apparent in the diet of smaller ones. It suggests that larger species are more specialized than smaller ones. Also, smaller species fed on a wider array of prey taxa. This was also observed by Goudie and Ankney (1986). This is possibly an effect of the mobile nature of their preferred prey. Unsuccessful foraging dives are not unlikely for prey-quality strategists. On such occasions, taking an alternative and less than optimal prey is surely an appropriate way to secure a reward for the dive effort (Goudie and Ankney 1986; Beauchamp et al. 1992). The possibly longer search time inherent to the prey-quality strategy probably prevents these predators from specializing as much as do the prey-quantity strategists, who can possibly afford to ignore alternative prey. Another reason is related to the approach of a temporary release in the time constraint. Deteriorating foraging conditions like declining daylight or rising tidal currents (Heath et al. 2006) probably prompt the foragers in a last intake rush where the digestive constraint becomes less an issue. The foragers should then become less selective and secure as much prey as they can and later proceed with digestion during the subsequent forced fast (van Gils et al. 2005).

2.4.2 Differential digestion rate

Because of the lengthy mechanical crushing of the shell, bivalves remain detectable in the digestive tract for a longer period of time after ingestion than the

soft bodied prey that are readily digested (Swanson and Bartonek 1970; Anderson et al. 2008). Because of this differential digestion rates, our diet composition data are probably skewed toward the bivalves at the expense of soft-bodied prey like the annelids (Anderson et al. 2008). But in our opinion it is unlikely, given our large sample size, that this bias was sufficiently important to artificially boost up the relative importance of bivalves in *Melanitta* and *Somateria* and not in the smaller species. A procedure that helps in checking for the existence of such a bias is to compute the average relative contribution and the frequency of occurrence of each prey taxa and look for discrepancies between the results obtained with both variables. Since in the USBS data set the badly degraded prey items were recorded even if present at trace levels, we were able to do so. A strong correlation between relative contribution and frequency ($r_{\text{Pearson}} = 0.834$; $p < 0.001$) reinforced our confidence in our results. In addition our results are supported by a variety of published data in terms of prey diversity and dominant taxa in the diet of sea ducks (harlequin duck, Fisher and Griffin (2000); long-tailed duck, Jamieson et al. (2001), Bustnes and Systad (2001b); *Bucephala*'s, Vermeer (1982); *Melanitta*'s, Anderson et al. (2008); spectacled eider, Petersen et al. (1998); common eider, Guillemette et al. (1992)).

2.4.3 Limit to diet quality

The energy content of the winter diet of sea ducks is probably one of the poorest avian diets ever described. Folivory is another extreme example of low quality diet. It is widely spread among vertebrates but little represented in birds and avian obligate folivory co-occurs with poor flight capacity (Morton 1978). Morton (1978) highlighted the prohibiting nature of folivory with avian flight requirements, mostly due to low energy reward and heavy gut load associated with this diet. Our results suggest the existence of a lower limit to the quality of an avian diet and the comparatively rare occurrence of avian folivory further supports this idea. In our

opinion, the limit is set by the combined effect of aerodynamic, physiological, digestive and time constraints.

2.4.4 Conclusion

In conclusion, we propose the following mechanism as possibly shaping the winter diet of sea ducks wintering in the coastal habitats in North America. A metabolic constraint sets a lower limit to the amount of food that must be taken on one day, aerodynamic and digestive constraints set an upper limit to the size of meals, a time constraint sets a maximum number of meals per day, and competition avoidance incites the ducks to minimize the amount of shared resources in the diet. Our results highlight a predominant role of body mass in diet composition of predators. But within the boundaries set by body mass, sea ducks probably further define their realized niche in accordance with a variety of other factors. For example, common and Barrow's goldeneyes differ by only a hundred grams of body mass. Their metabolic rates and food requirements must be accordingly alike. Also, the two goldeneye species are largely sympatric in winter in coastal habitats, at least at large spatial scale (Vermeer 1982; Robert and Savard 2006, Ouellet et al. 2010b), giving way to a high potential for competition. But there is a sharp contrast between their diets indicating that they exploit their habitat in completely different ways. The diet segregation we found, regardless of its cause and origin, may reduce competition between sympatric sea ducks.

CHAPITRE III

SPATIAL DISTRIBUTION AND HABITAT SELECTION OF BARROW'S AND COMMON GOLDENEYES (*BUCEPHALA ISLANDICA*, *B. CLANGULA*) WINTERING IN THE ST. LAWRENCE MARINE SYSTEM

Jean-François Ouellet^{1,2}, Magella Guillemette^{1,2}, Michel Robert³

¹ Québec Océan

² Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie

³ Service canadien de la faune, région du Québec, Environnement Canada

Ouellet, J.-F., Guillemette, M., Robert, M. 2010b. Spatial distribution and habitat selection of Barrow's and Common goldeneyes wintering in the St. Lawrence marine system. *Canadian Journal of Zoology* 88: 306–314. doi: 10.1139/Z09-144.

RÉSUMÉ

Cette étude traite de la répartition spatiale des Garrots d'Islande et à œil d'or (*Bucephala islandica* (Gmelin, 1789), *B. clangula* (Linné, 1758)) à l'échelle du système marin du Saint-Laurent (estuaire et golfe), Est du Canada. Nos objectifs étaient : 1) d'identifier et de comparer les facteurs abiotiques qui expliquent leurs répartitions, 2) de quantifier leur niveau de sympatrie et 3) de comparer les patrons de répartition des deux espèces. Nous avons analysé des portraits instantanés de leur répartition hivernale à grande échelle obtenus à l'aide d'inventaires héliportés. La description de l'habitat a été effectuée à l'aide d'analyses spatiales et par photo-interprétation. Les deux espèces ont démontré une forte préférence envers l'étage intertidal. Une analyse multi-échelle a démontré que le niveau de sympatrie décroissait à mesure que la résolution spatiale était raffinée. La répartition du Garrot d'Islande était plus groupée que celle du Garrot à œil d'or et l'espèce était toujours observée dans les mêmes secteurs. Une analyse comparant la répartition observée du Garrot d'Islande à une répartition aléatoire a permis d'identifier la rive nord de l'estuaire maritime du Saint-Laurent comme le cœur de son aire d'hivernage dans l'est de l'Amérique du Nord.

ABSTRACT

This study addresses winter spatial distribution of Barrow's and common goldeneyes (*Bucephala islandica* (Gmelin, 1789), *B. clangula* (Linné, 1758)) at the scale of the St. Lawrence marine system (estuary and north-western gulf), eastern Canada. Our objectives were 1) to identify and compare the physical factors that control their distributions, 2) to quantify the level of sympatry between the two species, and 3) to compare their distribution patterns. We analyzed large-scale synoptic views of winter distribution of both species of goldeneyes obtained through helicopter-borne surveys. Habitat description was obtained through spatial analyses and remote sensing. Both species showed strong preference for the tidal zone and river mouths. A multi-scale analysis showed a decreasing level of sympatry as spatial resolution was refined.

Compared to the common goldeneye, Barrow's distribution was more clustered and the species was repeatedly observed in the same few areas. A use-availability analysis identified the northern coast of the St. Lawrence Estuary as the main wintering ground for Barrow's goldeneye in eastern North America.

3.1 INTRODUCTION

Resource selection is a process through which animals ensure equilibrium of their energy budget, maximize their reproductive output, and avoid competition and predation. In accordance with Hutchinson's niche concept, resource selection is the mechanism defining the realized niche of a species and is driven by a variety of physical and biotic factors such as nutrient and water availability, predation, competition and energy budget (Hutchinson 1957). One way to investigate resource selection is to quantify the match between the spatial distribution of an animal with that of the components structuring its environment. Studies of spatial distribution therefore offer opportunities to improve understanding of how animals ensure survival in a given environment. Sea ducks (tribe *Mergini*) wintering in cold environments are appropriate models for such studies due to traits of their life histories and characteristics of their marine habitats. First, most species feed on marine benthic invertebrates of low-energy content and their energy equilibrium thus requires ingestion of a large amount of food (Goudie and Ankney 1986; Guillemette et al. 1992; Guillemette 1998; see Chapter II). Second, short photoperiods, ice obstruction, diving depth, digestive constraints and high thermoregulation costs impose heavy constraints on the energy equilibrium of these diurnal predators by increasing expenditures and limiting intakes (Jenssen et al. 1989; Jenssen and Ekker 1989; Guillemette 1998; Robertson and Gilchrist 1998; Systad et al. 2000; Systad and Bustnes 2001). For these reasons, selection of high-quality winter habitats that maximize probabilities of survival is likely to be a finely cued process.

Barrow's goldeneye (*Bucephala islandica* (Gmelin, 1789)) and common goldeneye (*B. clangula* (Linné, 1758)) are sea ducks wintering in the coastal environments of the St. Lawrence River marine system (Robert and Savard 2006). The world distribution of the Barrow's goldeneye is divided in three areas: Pacific North America, eastern North America and Iceland (Eadie et al. 2000). The eastern North American population of Barrow's goldeneye is an issue for wildlife managers. Its status is designated as "of Special Concern" by the Committee on the Status of

Endangered Wildlife in Canada (COSEWIC 2002). In an attempt to provide a population estimate, Robert and Savard (2006) surveyed the population and showed the importance of the St. Lawrence marine system as a wintering ground. They also reported that the population congregates in some specific areas. These authors concluded that more detailed studies addressing the factors that control the winter distribution were needed to ensure the survival of this population. The common goldeneye is closely related to the Barrow's goldeneye and appears very much similar in several aspects (Vermeer 1982; Fitzner and Gray 1994; Eadie et al. 1995; Eadie et al. 2000). For instance, both species have similar body mass suggesting equal daily energy requirements. Their similarities and apparent sympatry make them probable competitors in winter and, in accordance with the competitive exclusion principle stating that two species competing for the same limiting resource cannot coexist (Hardin 1960), we hypothesized that Barrow's and common goldeneyes segregate in terms of habitat use. In that line of thought, in a study of the winter diet of North American sea ducks, Ouellet et al. (submitted, see Chapter II) showed that, despite their similarities both species of goldeneyes exploited different diets, Barrow's goldeneye feeding mostly on bivalves and common goldeneye feeding extensively on crustaceans. However, the level of sympatry between species is subordinate to the spatial scale at which it is addressed and unless a multiscale approach is used, it is often impossible to conclude about the potential for competition.

This study addresses winter spatial distribution of the eastern North American populations of Barrow's and common goldeneyes at the scale of the St. Lawrence River marine system, eastern Canada. Our objective was to test the following predictions: 1) the physical factors that control the distribution of Barrow's and common goldeneyes will differ across species, 2) the level of sympatry between the two species will decrease as spatial scale is refined, and 3) the distribution of Barrow's goldeneyes will be more patchy than that of common goldeneyes. Our investigation constitutes the first quantitative study of goldeneyes' winter habitat in eastern North America (see Esler et al. 2000 for Pacific coast).

3.2 METHODS

3.2.1 Study area

The study area includes the St. Lawrence Estuary and the Gulf of St. Lawrence, and is described in Robert and Savard (2006). In summary, the St. Lawrence Estuary flows south-west to north-east and stretches along 380 km. Sea ice is abundant from December to March (Saucier et al. 2003). Salinity gradient ranges from 2 to 34 and spring tide amplitude reaches 6 m (<http://tides.gc.ca/eng>). The St. Lawrence Estuary contains ca. 50 islands mostly scattered in its upper section and near its southern coast. The Gulf of St. Lawrence is a wide semi enclosed sea (195 000 km²) open to the North Atlantic. Spring tide amplitude reaches 4 m (<http://tides.gc.ca/eng>) and sea ice is abundant from December to March. Our study area stretches along 781 km of coastline in the Estuary, islands included, and 1 782 km in the Gulf. The St. Lawrence marine system refers to the Estuary and Gulf.

3.2.2 Helicopter-borne surveys

Distribution data for both species of goldeneyes were obtained through eight mid-winter helicopter-borne surveys conducted along the St. Lawrence between 1999 and 2005 (see Robert and Savard 2006 for details). Due to the original purpose of the surveys and to logistical considerations, the sampling effort gave emphasis to the Estuary. Eight surveys (hereafter: short surveys) covered both shores of the Estuary, including islands, from Baie-Saint-Paul (47° 26'N; 70° 28'W) to Pointe-des-Monts (49° 19'N; 67° 23'W) and from Rivière-du-Loup (47° 51'N; 69° 34'W) to Matane (48° 51'N; 67° 32'W), within a one-day period (Fig. 3.1). For the purpose of this study, we consider these four localities as the limits of the Estuary. Three surveys (hereafter: long surveys) also covered the Gulf of St. Lawrence i.e., the north shore of the Gulf eastward to Mingan archipelago (50° 16'N; 63° 07'W), Anticosti Island, and the Gaspé Peninsula south to the mouth of Eel river (48° 02'N; 66° 22'W) in Chaleur Bay (Fig. 3.1). They were completed within a four-day period. All surveys covered the area extending between the coast and approximately 1 km offshore. The total

number of flocks and individuals, along with mean flock size, observed during the surveys are summarized in Table 3.1. Location, size and specific composition of flocks of goldeneyes (Table 3.1) were recorded by three observers on 1:50 000 topographic maps. We estimate the accuracy of the observed locations at 300 m based on observer's experience and on the resolution of the topographic maps. Robert and Savard (2006) showed that most of Barrow's Goldeneye eastern North American population is distributed within the portion of the St. Lawrence marine system surveyed. Since goldeneyes spend most of their day feeding in mid-winter (Laforge 2010), we considered all individuals to be on feeding habitat.

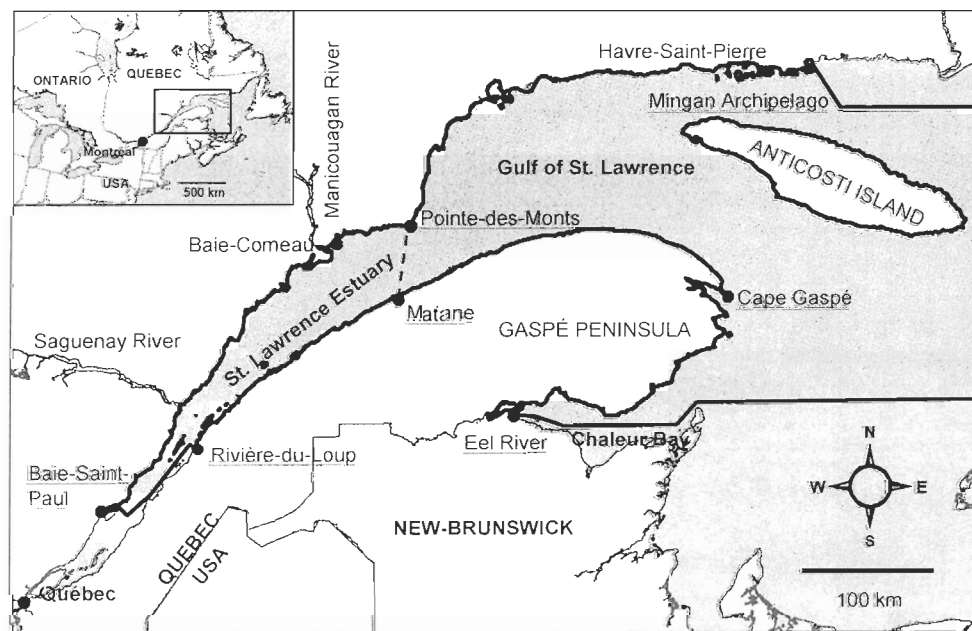


Figure 3.1 Location of the study area. The surveys were conducted along the coasts within the area delimited by the solid line. The short surveys started in Baie-Saint-Paul and went eastward to Pointe-des-Monts, then across to Matane and westward to Rivière-du-Loup. The long surveys were extended to the easternmost end of the Mingan Archipelago on the North Shore, around Gaspé Peninsula to Eel River in Chaleur Bay and included Anticosti Island.

Table 3.1 Total number of observed locations and individuals and mean flock size (\pm SD) of Barrow's and common goldeneyes observed during all surveys and during the long and short surveys separately. Note that data recorded in the Estuary during long surveys are included in the short surveys.

	Barrow's	common
all surveys $n = 8$		
locations	383	780
individuals	24 074	26 778
flock size \pm SD	63 \pm 117	34 \pm 83
long $n = 3$		
locations	218	499
individuals	12 704	13 607
flock size \pm SD	58 \pm 119	27 \pm 62
short $n = 8$		
locations	247	422
individuals	19 009	19 485
flock size \pm SD	77 \pm 136	46 \pm 109

3.2.3 Spatial analyses

Locations of flocks were projected in a geographic information system (ArcMap 9.1, ESRI®ArcMap™ 9.1) and superimposed on satellite photographs (Landsat 7 Orthoimage, GeoBase®) of the study area with bathymetry and ice concentration data (see below). Data from the long surveys were used to describe the large-scale distribution patterns of goldeneyes such as patchiness and geographic distribution. Data from the short surveys were used to describe the habitat selection at the scale of the St. Lawrence Estuary. We chose the approach comparing utilization with availability because we cannot ascertain what is avoided and where the goldeneyes do not go (Keating and Cherry 2004). In order to quantify habitat availability, one set of random points (hereafter referred to as random locations) was generated in the study area (Hawth's Analysis Tools for ArcGIS) for each species and each survey. These sets contained a number of random points equal to the number of

flocks observed (hereafter, observed locations) in the corresponding survey. Habitat descriptors included depth, distance to nearest fresh water input, mean and standard deviation of long term ice concentration, daily ice concentration and direction to the nearest coastline (see below). Relative use refers to the ratio of the number of observed locations to the number of random locations. Before any log transformation of a data set, values were added a constant in order to avoid transformation of null values. In order to give an equal weight to each survey when comparing mean values, measurement values were averaged over every location from each survey and then averaged over every survey. Unless stated otherwise, comparisons across observed and random distributions as well as across species were conducted with t-tests for paired samples with survey as pairing criterion.

3.2.4 Verifying the relative importance of the Estuary as a wintering ground

Before carrying out habitat selection analyses, we needed to ensure that the relative importance of the Estuary as a wintering ground for goldeneyes deserves the emphasis given to this region of the study area. We therefore divided the study area in regions according to two orders of spatial scale. At the first order, the study area was divided into Estuary and Gulf and at the second order, into Estuary, North Shore (from Pointe-des-Monts 49° 19'N; 67° 23'W to Mingan archipelago 50° 16'N; 63° 07'W), Anticosti Island, Northern Gaspé (from Matane 48° 51'N; 67° 32'W to Cape Gaspé 48° 45'N; 64° 09'W) and Chaleur Bay (from Cape Gaspé 48° 45'N; 64° 09'W to Eel river 48° 02'N; 66° 22'W) (Fig. 3.1). Each location from the long surveys was assigned one region in each spatial scale.

There were more observed locations of Barrow's and common goldeneyes in the Gulf than in the Estuary (Table 3.2), but relative use by Barrow's goldeneye was higher in the Estuary. Common goldeneye used both regions in equal proportion to their availability. The second order of spatial scale showed more observed locations

and more stable numbers of observed locations of Barrow's in the Estuary than in any other region. Chaleur Bay showed the highest relative use and the Estuary ranked second. Chaleur Bay ranked first and Estuary ranked second in terms of number of common goldeneye locations and relative use. The Estuary was the region where numbers and density of individual Barrow's goldeneyes were highest at any spatial scale. In contrast, there were more individuals of common goldeneyes in the Gulf than in the Estuary, but densities were nearly twice as high in the latter. At the second order of spatial scale, numbers of common goldeneye individuals were highest and more stable in the Estuary, but densities were highest in Chaleur Bay (Table 3.2). Overall our analysis of the distribution patterns at different spatial scales allows us to identify the St. Lawrence Estuary as the core wintering area of Barrow's goldeneyes in eastern North America. This coastline harbours the highest and most stable numbers of flocks and individuals and shows the highest relative use and densities of individuals.

Table 3.2. Comparison across the first (¹) and second (²) order of spatial scale of the number of observed locations, relative use (ratio observed to random), individuals and density (individuals·km⁻²) of Barrow's and common goldeneyes recorded during the three long surveys. Values are mean ± SD. Mean numbers of individuals were rounded to the nearest unit.

	Gulf ¹	Estuary ^{1,2}	North Shore ²	Anticosti ²	Northern Gaspé ²	Chaleur ²
Barrow's						
obs. locations	45.3 ± 27.2	27.3 ± 2.5	5.7 ± 3.8	23.0 ± 20.8	0.3 ± 0.6	16.3 ± 8.1
relative use	0.75 ± 0.2	2.1 ± 1.1	0.2 ± 0.2	1.3 ± 0.8	<0.0 ± 0.1	2.7 ± 1.3
individuals	1 688 ± 1 422	2 546 ± 430	101 ± 66	811 ± 856	3 ± nd	776 ± 534
density	0.5 ± 0.4	1.9 ± 0.3	0.1 ± <0.0	0.7 ± 0.7	<0.0 ± <0.0	1.3 ± 0.9
common						
obs. locations	118.0 ± 40.7	48.3 ± 29.0	21.3 ± 11.9	35.3 ± 21.7	1.3 ± 1.2	60.0 ± 29.5
relative use	1.0 ± 0.3	1.0 ± 0.6	0.5 ± 0.4	0.8 ± 0.4	0.1 ± 0.1	3.0 ± 1.1
individuals	2 389 ± 710	2 147 ± 371	366 ± 306	909 ± 577	56 ± 64	1 058 ± 480
density	0.8 ± <0.0	1.5 ± 0.2	0.2 ± 0.2	0.8 ± 0.5	0.1 ± 0.1	1.8 ± 0.8

3.2.5 Depth

Raw depth data were provided by Nautical Data International Inc. (Saint-John's, Newfoundland, Canada) and modified to obtain depth classes (referenced to the lower low water large tide) as follow: intertidal, 0-5 m, 5-10 m, 10-20 m and >20 m. In order to account for location accuracy, 500 m radius buffer zones were generated around each location from the short surveys and the locations were assigned the depth class that dominated in their respective buffer. Considering that no depth data of satisfying resolution were available in the Gulf, we measured the surface area of tidal flats through satellite photograph examination (Landsat 7 Orthoimage, GeoBase®).

3.2.6 River mouths

Every river mouth in the St. Lawrence Estuary was assigned one of three size classes through satellite photograph examination (class 1: small rivers i.e., less than 10 m wide; class 2: medium size rivers i.e., between 10 and 100 m wide; class 3: large rivers i.e., more than 100 m wide). In order to account for location accuracy, the study area was divided in 500 × 500 m cells (Hawth's Analysis Tools for ArcGIS). Each cell was assigned a linear distance, measured from its center point, to the nearest inlet of each river size class. Then, each location from the short surveys was assigned the three distance values of the corresponding cell. A distance value of 0 was assigned when the center point of the cell laid within the river mouth. This situation occurred frequently with rivers that form large estuaries such as the Manicouagan (49° 10'N; 68° 07'W).

3.2.7 Long-term ice concentration

Long-term ice concentrations were simulated with a physical model coupled with a sea ice-ocean model (Saucier et al. 2003). Simulations were performed at a spatial resolution of 5 x 5 km. Fifty-five (55) stations were systematically located along the coastline at 10 km intervals. Each station was assigned the simulation results of the corresponding cell. For each station, we obtained a mean concentration value for every day of the 90 day time period (January to March, the iciest period of the winter) for the years 1997 to 2003 (total of 630 values per station). We then calculated for each station the average ice concentration over the seven year-period. We also used the standard deviation of ice concentration over the seven year period to verify the potential influence of variability of ice cover on goldeneye distribution.

3.2.8 Daily ice concentration

Daily ice concentration data were extracted from ice condition maps provided daily by the Canadian Ice Service (Environment Canada). These maps are divided in pixels of 5 x 5 km where ice concentration is recorded in percentage rounded to the nearest ten. The locations from each short survey were superimposed on their respective ice map. Each location was assigned the ice concentration value of the corresponding cell. The process was repeated for observed and random locations of both species.

3.2.9 Direction to the nearest coastline

Each location was assigned a category according to the direction (north or south) a bird from the location must fly to reach the nearest coastline. Thus a northern coast refers to a landmass stretching northward to the water.

3.2.10 Level of sympatry between both species

We estimated the level of sympatry between Barrow's and common goldeneyes by dividing the study area in a grid (Hawth's Analysis Tools for ArcGIS) and counting the number of individuals of both species present in each cell of the grid regardless of the date they were observed. Thus here we define sympatry as the presence of both species at the same location, but not necessarily simultaneously. We performed Pearson's correlation analyses across species on these counts. Correlation analyses were run on log transformed data. Every cell without goldeneyes was excluded from the analyses. This process was repeated with various cell areas chosen arbitrarily (1, 4, 25, 100, 400 and 2 500 km²). For the purpose of these analyses, we used the data from the long and short surveys.

3.2.11 Goldeneye distribution patchiness

Considering that Robert and Savard (2006) noted the clustered nature of Barrow's Goldeneyes distribution, we measured the patchiness of each species of goldeneyes distribution as follows: we first plotted all observed locations recorded during all surveys and considered as a cluster the set formed by each location less than 50 km apart from its nearest neighbour, and then considered as a contiguous stretch of coastline any linear portion of the study area either occupied by a cluster or lying between two clusters. Therefore, a stretch cannot be shorter than 50 km and may be exempt of locations. Our choice of 50 km was based on the assumption that it approximates the maximum distance flown daily by goldeneyes on their wintering ground (see Pelletier et al. 2008 for common eider, *Somateria mollissima* (L., 1758)). In the two cases where a single location was a cluster in itself, it was randomly assigned to either its left or right stretch of coast. Finally, we calculated, for each stretch of coastline, the relative number of individuals as the percentage of the total

number of individuals recorded and its relative length as the percentage of the whole study area. The same process was repeated with random locations.

3.3 RESULTS

3.3.1 Physical factors controlling the distribution

In summary, the variables that discriminated between both species of goldeneyes and random distributions were depth, distance to medium size river mouths and mean and standard deviation of long-term ice concentration (Table 3.3). No variable discriminated between the distributions of both species except for direction to nearest coastline (Tables 3.3 and 3.4, Figure 3.2).

Table 3.3 Comparison of habitat characteristics assigned to observed and random locations of Barrow's and common goldeneyes. Values are means (95 % confidence interval limits) calculated over the eight short surveys.

	Barrow's		Common	
	observed	random	observed	random
Distance to nearest mouth of small size river (km)	2.6 (2.1 - 3.1)	3.0 (2.5 - 3.5)	3.1 (2.8 - 3.5)	3.2 (2.8 - 3.5)
Distance to nearest mouth of medium size river (km)	12.1 (11.1 - 13.1)	15.8 (13.8 - 17.8)	13.4 (11.8 - 15.0)	17.9 (15.6 - 20.2)
Distance to nearest mouth of large river (km)	26.4 (20.7 - 32.1)	30.2 (26.4 - 34.0)	23.9 (21.7 - 26.1)	26.6 (22.9 - 30.3)
Daily ice concentration (%)	49.7 (35.3 - 64.1)	57.3 (40.5 - 74.1)	45.6 (31.0 - 60.2)	56.0 (37.3 - 74.7)
Long term ice concentration (%)	9.2 (6.8 - 11.6)	13.8 (10.8 - 16.7)	8.2 (5.4 - 11.0)	15.1 (12.6 - 17.6)
Standard deviation of long term ice concentration (%)	10.5 (7.9 - 13.1)	14.5 (11.7 - 17.3)	9.3 (6.5 - 12.1)	15.0 (13.0 - 17.0)

Table 3.4 Comparison across the coasts of the St. Lawrence Estuary of the number of observed locations and individuals, relative use (ratio observed to random) and density (individuals•km⁻²) of Barrow's and common goldeneyes recorded during the eight short surveys. Values are mean \pm SD.

	Northern coasts	Southern coasts
Barrow's		
obs. locations	30.0 \pm 10.9	0.9 \pm 1.5
relative use	1.6 \pm 0.2	0.1 \pm 0.1
individuals	2 364.3 \pm 408.6	11.9 \pm 0.0
density	2.8 \pm 0.5	<0.1 \pm 0.1
common		
obs. locations	47.8 \pm 18.7	5.0 \pm 3.8
relative use	1.3 \pm 0.2	0.4 \pm 0.3
individuals	2 340.3 \pm 516.9	95.4 \pm 71.9
density	2.7 \pm 0.6	0.2 \pm 0.2

For both species of goldeneyes, number of locations was higher in the tidal zone than in any other depth classes (Fig. 3.2). Also, only in the tidal zone did the mean relative frequencies of numbers of locations exceed what was predicted by random distributions (Fig. 3.2). Average relative use \pm SD of tidal zone was 1.6 ± 0.6 and 1.5 ± 0.2 for Barrow's and common goldeneyes, respectively (two sample Kolmogorov-Smirnov, $p = 0.52$). Densities of individuals of both species were also higher in the tidal zone than in any other depth classes (ANOVA, $F_{4, 35} > 25.0$, $p < 0.001$). Density of Barrow's goldeneye was 3.42 individuals•km⁻² in tidal zone, 1.28 in 0-5 meter class and < 0.5 in deeper classes. Density of common goldeneye was 3.93 individuals•km⁻² in tidal zone and < 0.85 in deeper classes. This contrast pertained in both species when their mean relative frequencies of numbers of locations and densities of individuals in the tidal zone were compared with all the other depth classes pooled in one single sub-tidal zone.

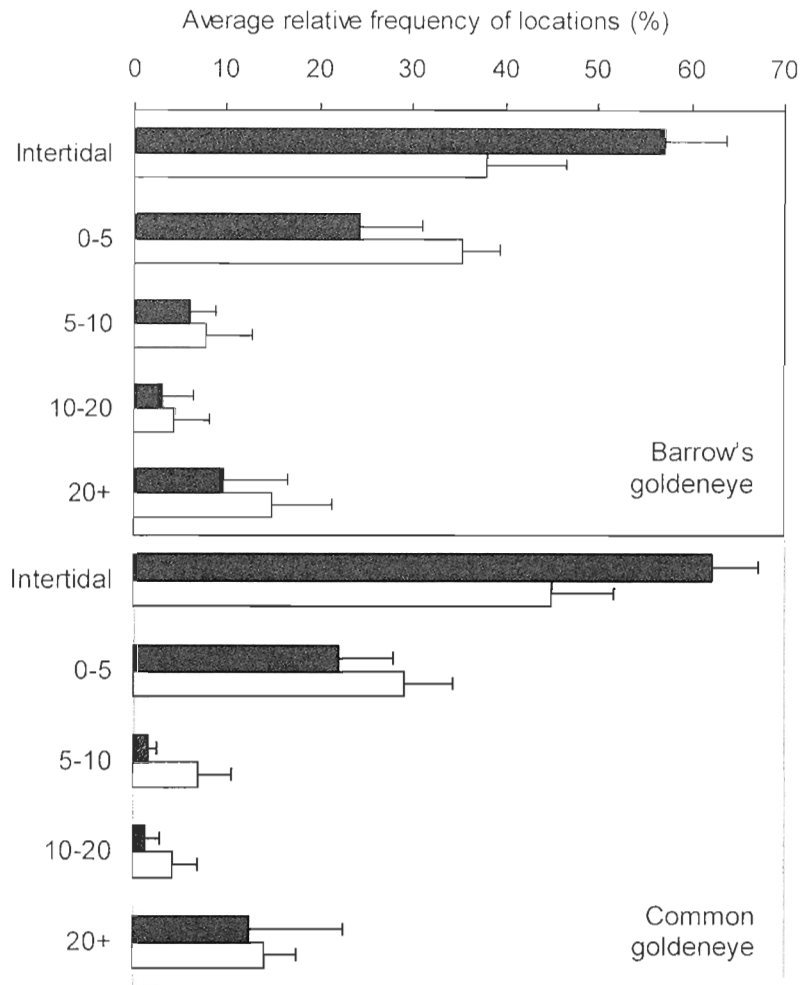


Figure 3.2 Mean (\pm 95 % confidence interval) relative frequency of distribution of observed (solid) and random (open) locations from the eight short surveys of Barrow's (top) and common (bottom) goldeneyes in relation to depth (m).

Locations of both species of goldeneyes were on average closer to medium size rivers than their respective random locations ($p < 0.02$) (Table 3.3). Small rivers had no effect on either species distributions ($p > 0.2$) (Table 3.3).

Mean and standard deviation of long term ice concentration were lower for observed locations of both species than for their respective random locations ($p < 0.04$) (Table 3.3). Daily ice concentration did not differ across observed and random locations of neither species ($p > 0.07$) (Table 3.3).

A sharp asymmetry between northern and southern coasts of the Estuary was apparent in distribution of both species of goldeneyes (Table 3.4). For Barrow's goldeneye, relative use and density on northern coasts exceeded that on southern coasts by three times and 13 times, respectively. The asymmetry was a little less sharp for common goldeneye. Over the eight short surveys, $97 \pm 6\%$ of the locations of Barrow's goldeneyes were observed on the northern coast as opposed to $89 \pm 8\%$ for the common goldeneye (two sample Kolomogorov-Smirnov, $p = 0.008$). The average proportions of random locations on the northern coast were $60 \pm 8\%$ and $68 \pm 6\%$ for Barrow's and common goldeneyes, respectively.

3.3.2 Level of sympatry between both species

The Pearson's r values obtained from correlation analyses were plotted against cell size in figure 3.3. At small spatial scale (1-2 km), there were negative relationships. As the spatial scale increased, the Pearson's r values rose abruptly above zero and levelled out. The p values associated with Pearson's r remained below 0.04.

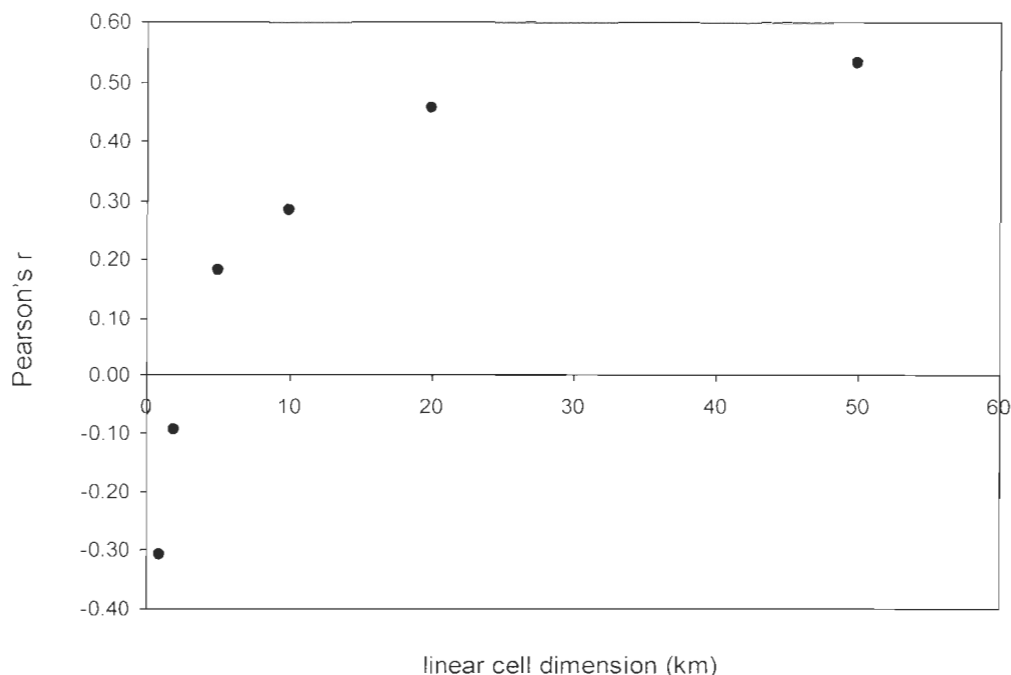


Figure 3.3 Relationship between Pearson's r values and cell size in linear dimension. r values were obtained from the correlation between log-transformed counts of individuals of both species of goldeneyes in the same cell. $n_{1km} = 666$ cells, $n_{2km} = 467$, $n_{5km} = 269$, $n_{10km} = 160$, $n_{20km} = 84$, $n_{50km} = 37$, p values associated with Pearson's r remained below 0.04.

3.3.3 Distribution

We found that 65 % and 98 % of all Barrow's goldeneyes were distributed within only 10 % (283 km) and 40 % (1131 km) of coastline, respectively (Fig. 3.4). All Barrow's goldeneyes were distributed along 27 stretches of coastline separated by 50 km-long gaps. Thirty-one linear gaps of 50 km or more were apparent in Barrow's Goldeneye distribution pattern, the three longest ones being located in the Gulf, i.e. in Gaspé Peninsula, North Shore and Anticosti Island. In contrast, the common goldeneyes were more evenly distributed and fewer gaps were apparent in their distribution (two sample Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.001$) (Fig 3.4). All were distributed in only four long stretches of coastline covering nearly 70 % (1979 km) of

study area. The average length of the stretches of coastline with Barrow's goldeneyes was 65 ± 93 km whereas it was 483 ± 234 km in the case of common goldeneyes (Kruskal-Wallis test, $p = 0.002$). No gap extending over 50 km of coastline was observed in either random distribution. In Figure 3.4, both distributions are located to the left of a relationship where $y = x$, representing an approximation of an ideal free distribution. In accordance with their clustered distribution, Barrow's goldeneyes formed larger flocks than common goldeneyes (Table 3.1; ANOVA F-ratio > 15 , $p < 0.001$).

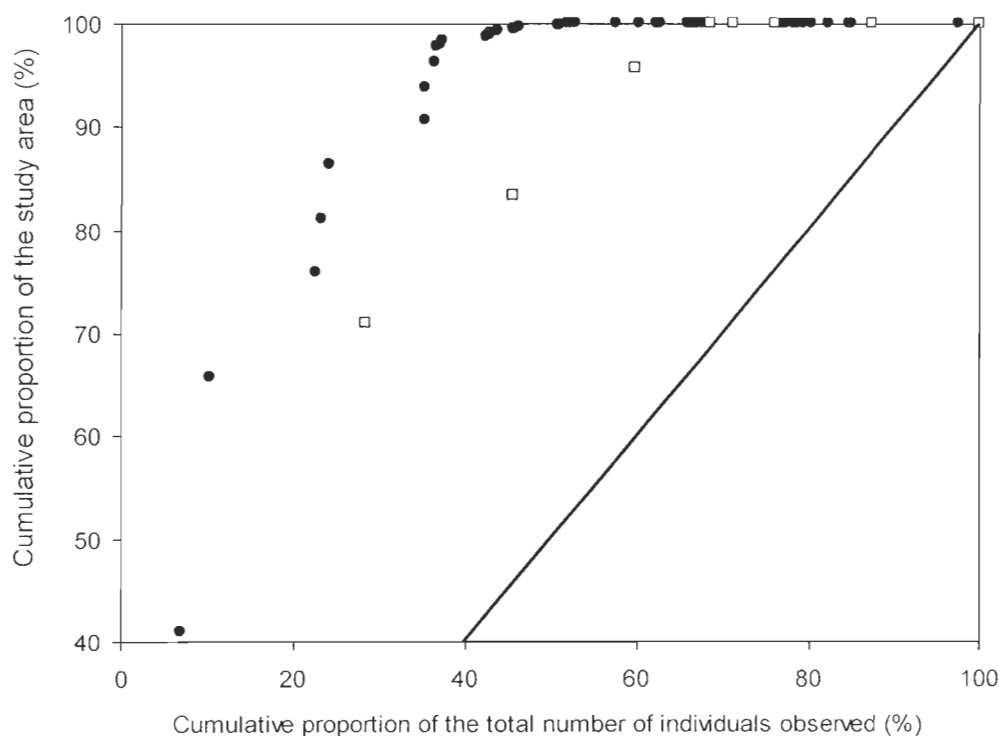


Figure 3.4 Cumulative proportion of the total observations of individuals recorded during the eight surveys plotted against the cumulative proportion of the whole coastline surveyed (length = 2 827 km). Each point represents a contiguous stretch of coastline occupied by a cluster of observed locations sorted by decreasing relative number of individuals (see section 3.2.11). Solid circles are for Barrow's goldeneye, $n = 58$ stretches of coastline and 24 074 individuals. Open squares are for common goldeneye, $n = 8$ stretches of coastline and 26 778 individuals. Solid line represents a homogenous distribution where $y = x$.

3.4 DISCUSSION

3.4.1 Factors controlling the distribution

Our results clearly revealed the preference of both goldeneye species for shallow water depths and intertidal habitat. This raises the question as to why do diving ducks rely on a habitat where availability decreases twice a day under semi-diurnal tide cycles and where access may be precluded by sudden ice jams. Fischer and Griffin (2000) reported observations of wintering harlequin ducks (*Histrionicus histrionicus* (L., 1758)) supporting the idea of a tide mediated habitat loss (the bottom exposed at low tide is unavailable). Nevertheless, shallow depths are energetically beneficial to bottom feeders. For a given dive period, they minimize transit time and maximize search time (Guillemette et al. 2004), an important issue when thermoregulation cost of diving is high (Jenssen and Ekker 1989; Jenssen et al. 1989). Also, low tide contributes to facilitate access to the food resources, unless the bottom is fully exposed, or flooded in so small amount as to give way to interspecific competition. Koehl et al. (1982) showed that Barrow's goldeneyes take most of their prey within 2 meters of the water surface and modulate their prey selection in accordance with tide level in southeast Alaska. Steller's eiders (*Polysticta stelleri* (Pallas, 1769)) concentrate their foraging activity at low tide in January in order to take advantage of the shallow depths, thereby reducing further their energy expenditure when the energy cost of survival is highest (Systad and Bustnes 2001). The use of shallow depths by bottom feeders is therefore profitable because it reduces foraging cost. Since 63 % of all tidal zones in the St. Lawrence marine system are located in the Estuary, the depth preference of Barrow's goldeneyes possibly contributes to explain the importance of the Estuary over the Gulf in the wintering ground of the Barrow's goldeneye in eastern North America.

We found goldeneye occurrence to be associated with fresh-water inputs from rivers. Fresh water is beneficial to sea ducks in several aspects. First, the fronts formed by the confluence of fresh and sea waters may constitute nutrient-rich

environments (Mann 2000). Second, the lower salinity near river mouths may alleviate the salt load and the inherent osmoregulation cost (Nehls 1996). The role of river mouths in goldeneye distribution can probably be explained with a combination of these two aspects. Vermeer (1982) reported that common goldeneye was more closely associated with river mouths than Barrow's on the Pacific coast. Our results do not support this figure. The importance of fresh water inputs in Barrow's Goldeneye distribution was also recognized by Esler et al. (2000) in south-eastern Alaska.

Ice concentration and variability in ice cover contributed to shape the distribution of goldeneyes in the St. Lawrence Estuary. Ice cover is detrimental to bottom feeders because it precludes access to food resources and thereby impair energy intake. For instance, a severe die-off was reported in a Hudson's Bay common eider (*S. m. sedentaria*) population when their polynya froze to an unprecedented extent (Robertson and Gilchrist 1998). It also destroys the communities of sessile invertebrates through the scouring of the bottom at spring break up (Bourget et al. 1985). Our results showed that goldeneyes relied on areas where ice concentration and variability have been lower than average during a seven year period (1997-2003, see section 3.2.7). Ice cover is probably unpredictable since it fluctuates in phase with factors acting at different time scales such as tide, wind and temperature (Saucier et al. 2003). Our results suggest that there is a cost for time-constrained bottom feeders to rely on habitats where variability of ice cover is high because it incurs the risk to find their feeding patch obstructed by ice. This observation can possibly explain the southward spring migration of goldeneyes reported by Robert and Savard (2006) (i.e. goldeneyes move to the southern coast when the local probability of ice obstruction is sufficiently low).

A sharp asymmetry is apparent between northern and southern coasts of the St. Lawrence Estuary in the distribution patterns of goldeneyes. Factors that hypothetically explain this asymmetry are associated with the north-west prevailing

wind in winter in eastern North America. Northern, and thereby leeward, coasts are favourable to wind-driven leads (Saucier et al. 2003) and offer protection against ice jams, wind-chill and swell.

3.4.2 Level of sympatry between both species

Goldeneyes showed a variable amount of sympatry according to the spatial scale at which the phenomenon was assessed. The positive relationships between numbers of both species of goldeneyes with the large cell sizes (25 km² and larger) indicate a good deal of sympatry at the regional scale. But at the smallest cell size (1 and 4 km²), the negative relationship indicates that a spatial segregation takes place at the local scale. This spatial segregation possibly reflects an interspecific difference in feeding patch selection (the 3rd order of selection according to Johnson (1980)). In their study conducted at fine spatial scale, Bourget et al. (2007) reported little sympatry between both species of goldeneyes and explained this spatial segregation with interspecific differences in diet. Similarly, Vermeer (1982) observed that both species differed in their foraging habitat on the Pacific coast. At the larger spatial scales, the habitat should become more heterogeneous and each cell probably contains a certain amount of habitat components that are sought by both species, hence the sympatry we observed.

3.4.3 Distribution

Our quantitative analysis showed that the distribution of both species seem to differ from an ideal free distribution. It also showed the clustered nature of the distribution of Barrow's goldeneye when compared with the more homogenous distribution of common goldeneye. Barrow's goldeneye individuals congregate in large flocks in a few specific areas, showing that some areas have tremendous importance for the population. More than two thirds of the total number of

individuals counted were observed within only 283 km of non-contiguous coastline. In a wildlife management and conservation aspect, this clustered distribution raises concerns regarding the vulnerability of the eastern population of Barrow's goldeneye. It indicates that any habitat deterioration, even acting on a small scale, may impact a large portion of the population should it occur in one of the few areas where the population congregates. Potential deterioration agents include oil spills, contamination and any alteration in ecological processes that underlie the habitat. In an analysis of the threat posed on seabirds by oil spills on the Pacific coast of Canada, Vermeer and Vermeer (1975) identified sea ducks feeding on intertidal benthic invertebrates in winter as the most vulnerable birds to oiling, being threatened through direct damage as well as through the subsequent contamination of their prey. Trust et al. (2000) detected evidence of oil exposure in liver of Barrow's goldeneyes and harlequin ducks wintering in Prince William Sound eight to nine years after the *Exxon Valdez* spill. The potential for a damaging oil spill in the St. Lawrence marine system was highlighted in March 1999, when an ore carrier spilled 49 tons of fuel oil in Havre-Saint-Pierre's harbour in Mingan Archipelago (50° 14'N; 63° 36'W). Within days, this small spill killed about 1 500 common Eiders (Lehoux and Bordage 1999). Indeed, even the smallest spill volumes (< 100 tons) reported by Burger (1993) in a worldwide review of oil spill events caused estimated bird mortalities exceeding 1 000 individuals, which corresponds to an important portion of the eastern North American population of Barrow's goldeneyes.

In contrast, common goldeneyes were much more evenly distributed and formed smaller flocks than Barrow's. Gaps extending over 50 km of coastline were rare in the distribution pattern of this species. This more homogenous distribution puts the common goldeneye at lower concern than the Barrow's goldeneye, given catastrophic habitat deterioration. It also suggests that this species feeds on types of prey more evenly distributed and present in lower densities than those of Barrow's goldeneye, thereby reducing competition. This interspecific difference in patterns of

spatial distribution was also observed at a finer spatial scale (i.e. at spotting-scope range) by Bourget et al. (2007). These investigators noted that common goldeneye flocks were quite loose compared to the cohesive flocks of Barrow's and speculated that it was related to food habits, the common goldeneyes feeding mainly on amphipods and polychaetes and the Barrow's on amphipods and gastropods (Bourget et al. 2007).

3.4.4 Conclusion

In conclusion, our hypothesis and predictions were partly validated. Although sympatric at large spatial scale, the level of sympatry between Barrow's and common goldeneyes decreased as spatial resolution was refined. . Although competition is a dynamic phenomenon and it is subordinate to aspects of habitat that lie beyond the scope of the present study, we can conclude that competition was unlikely in the conditions when the surveys were conducted. A comparative study at a finer resolution is necessary to test the hypothesis that habitat segregation takes place between Barrow's and common goldeneyes at the levels of foraging patch and prey selection.

CHAPITRE IV

FINE SCALE HABITAT AND PREY SELECTION BY THE BARROW'S AND COMMON GOLDENEYES (*BUCEPHALA ISLANDICA*, *B. CLANGULA*) IN WINTER IN THE ST. LAWRENCE ESTUARY, EASTERN CANADA

Jean-François Ouellet

Québec Océan

Université du Québec à Rimouski, Département de biologie, chimie et géographie

RÉSUMÉ

Le Garrot d'Islande de la population de l'Est de l'Amérique du Nord et le Garrot à œil d'or ont été comparés sur la base de leur sélection de l'habitat, leur régime alimentaire et la morphologie de leur bec. L'objectif de cette étude comportait deux volets : 1) identifier les ressources qui supportent cette population en péril de Garrots d'Islande en hiver à l'échelle de la parcelle d'alimentation et 2) évaluer le potentiel de compétition entre ces espèces dans leur aire d'hivernage commune. La sélection de l'habitat a été étudiée par observation directe des bandes de garrots, par analyses spatiales et relevés benthiques. La sélection de l'habitat a été comparée sur la base de deux types d'habitats : les champs de fucacées et les zones de dépôts meubles dénudés. Le régime alimentaire du Garrot d'Islande a été étudié par la récolte d'individus et l'examen des contenus stomacaux alors que celui du Garrot à œil d'or a été tiré de la littérature. Les données de morphologie du bec ont été tirées d'une base de données construite à partir de mesures morphologiques réalisées sur des individus des populations de l'Est de l'Amérique du Nord. Les deux espèces utilisaient l'étage intertidal. Le Garrot d'Islande utilisait principalement les champs de fucacées sur substrat rocheux et sa répartition spatiale n'était pas modifiée par la présence du Garrot à œil d'or. Le Garrot à œil d'or utilisait les champs de fucacées mais cette espèce faisait aussi un usage soutenu des zones de sédiments meubles dénudés. Le régime alimentaire du Garrot d'Islande était principalement composé de gastéropodes et de gammares. Cette étude a fourni un exemple de partition des ressources entre deux espèces apparentées.

ABSTRACT

Barrow's and common goldeneyes wintering in the St. Lawrence Estuary, Québec, Canada, were compared on the basis of their habitat selection, diet and bill morphology. The goal of this study was twofold: 1) identify the resources that support the endangered Eastern North American population of Barrow's goldeneye at the scale of the foraging patch and 2) verify the potential for interspecific competition between both species of goldeneyes on their wintering grounds. Habitat selection was investigated using direct observation of flocks of wintering goldeneyes, remote sensing, habitat assessment and benthic sampling. Habitat selection was compared on the basis of two types of intertidal habitats: *Fucus* beds and bare soft sediment areas. The diet of Barrow's goldeneye was addressed through specimen collection and gut content analysis. The diet of common goldeneye was taken in a published figure from the same region. Bill morphology was investigated using an archived database which included morphological measurements of both species from Eastern North American populations. Both species were strongly bound to the tidal zone. The Barrow's goldeneye used primarily *Fucus* beds on hard substrate and the presence of common goldeneye did not influence its distribution. The common goldeneye used primarily *Fucus* beds but also made significant use of bare sediment areas. The diet of the Barrow's goldeneye was largely composed of gastropods and amphipods. Our study revealed an example of resource partitioning between closely related species.

4.1 INTRODUCTION

The eastern North American population of Barrow's goldeneye (*Bucephala islandica*) winters primarily along the North Shore of the St. Lawrence Estuary in eastern Canada (Robert and Savard 2006; Ouellet et al. 2010b). During six months or more every year, most of the population congregates within 300 kilometers of coastline (Ouellet et al. 2010b). This clustered distribution makes the population highly vulnerable to habitat degradation and contamination. The risks for catastrophic habitat degradation are high as the St. Lawrence Estuary is part of an international shipping lane supporting a dense year-round traffic (Robert et al. 2000a). In addition the population congregates in areas where the sediments are known to be contaminated by a variety of metals and halogenated compounds (Lee et al. 1999; Parsons and Cranston 2006; Fraser et al. 2011). The specific areas where the population congregates are probably critical to its survival but the resources that attract it there are unknown. Thus far, insights to its coastal diet (Savard 1990; Bourget et al. 2007) suggested that it differs from that of the larger and non-endangered Western population, which is known to rely extensively on mussels (*Mytilus* spp.) (Koehl et al. 1982; Vermeer 1982). The lack of basic knowledge on the eastern North American population, combined with its clustered distribution in winter, led to its designation as "of special concern" by the Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Since its designation, research efforts devoted to winter habitat focused on large spatial scale and revealed the population's preference for tidal flats and river mouths and for areas with lower than average ice concentration (Ouellet et al. 2010b), but resource selection has yet to be addressed at fine resolution. Extensive knowledge of the resources that support an animal population is essential in the success of management and conservation efforts (Derrickson et al. 1998; SDJV Management Board 2008). This is especially critical for endangered species or species exhibiting a restricted distribution. Resource knowledge should cover aspects like food, habitat attributes with their underlying

processes, and factors modulating resource availability (Derrickson et al. 1998; SDJV Management Board 2008).

Interspecific competition can modulate resource availability. It is most likely to occur between closely similar species and it is generally avoided through resource partitioning (Hardin 1960; Kotler and Brown 2007). Such closely similar species should have the following features: similar body mass and feeding apparatus and overlapping spatial distributions, indicating similar energy requirements and a capacity to exploit the same resources in similar amount. The main drawbacks of competition are twofold: 1) diet overlap may hasten resource depletion and force the foragers to move to another food patch (Kotler and Brown 2007), and 2) interference between individuals may cause a loss of foraging time (van Gils and Piersma 2004). In fluctuating environments like northern coastal ecosystems, where ice modulates habitat availability in an unpredictable way, finding a new foraging patch may be uncertain and time- and energy-consuming. The common goldeneye (*Bucephala clangula*) is a close congener to the Barrow's goldeneye (Livezey 1995). It shows a more ubiquitous distribution and its populations appear reasonably stable (SDJV Management Board 2008). The body mass of both the Barrow's and common goldeneyes is nearly similar (Fitzner and Gray 1994; Eadie et al. 1995, 2000). In addition, both goldeneye species are largely sympatric in the St. Lawrence marine system (Ouellet et al. 2010b). But in a study of the winter diet of North American sea ducks, Ouellet et al. (submitted, see Chapter II) showed that, despite their similarities both species of goldeneyes exploited different diets, Barrow's goldeneye feeding mostly on bivalves and common goldeneye feeding extensively on crustaceans. Also, their level of sympatry in the St. Lawrence decreases as spatial resolution is refined, suggesting that they exploit different habitats (Ouellet et al. 2010b). The level of similarity of the feeding apparatus of goldeneyes is unknown. Interspecific differences in bill patterns are often associated with diet segregation (Kehoe and Thomas 1987). For example, lamellar spacing regulates food particle size in dabbling

ducks (Nudds and Bowlby 1984; Brochet et al. 2011). Evaluating the level of similarity of the feeding apparatus of goldeneyes would provide additional information on the potential for competition between Barrow's and common goldeneyes.

The objectives of this study were 1) to determine the potential for competition between both species of goldeneyes at the level of foraging habitat and morphology and 2) to describe the winter habitat and diet of the Barrow's goldeneye in the St. Lawrence Estuary and compare with that of the common goldeneye. Competition between foragers is only possible with a substantial level of sympatry between them. Therefore, our first hypothesis was that Barrow's and common goldeneyes used different habitats at the foraging patch level. Based on Cottam (1939), we predicted that Barrow's and common goldeneyes showed preference for habitats where mollusks and crustaceans, respectively, are abundant. Based on the possibility that resource use differed across species, our second hypothesis was that bill morphology differed across species. We predicted that Barrow's goldeneye shows a bill suited for picking epibenthos and that common goldeneye is better adapted for rummaging in sediments and macrophytes and capturing mobile prey. Finally, we hypothesized that Barrow's goldeneye feeds primarily on mollusks in the St. Lawrence marine system.

4.2 METHODS

4.2.1 Study area

The study area was located on the North Shore of the St. Lawrence Estuary, a waterway opened to the Gulf of St. Lawrence (Fig. 4.1). This region constitutes the core of the wintering ground of the Eastern North American population of Barrow's goldeneyes. Field data and specimen collection took place in study sites distributed along the north shore of the St. Lawrence Estuary and in Chaleur Bay. They were chosen for their accessibility in winter and their steady abundance of goldeneyes as

revealed by helicopter-borne and land surveys (Robert et al. 2003). St-Irénée (47° 34'N; 70° 11'W) and Cap-à-l'Aigle (47° 39'N; 70° 05'W) are tidal flats up to five hundred meters wide and spanning several kilometers of coastline. Baie-des-Rochers (47° 57'N; 69° 48'W) is a shallow bay 1.5 km wide at the mouth and extending 2 km inland. Franquelin (49° 17'N; 67° 53'W), Godbout (49° 18'N; 67° 36'W) and Baie-Comeau (49° 11'N; 68° 09'W) are located approximately 200 km downstream in the Estuary. Dalhousie (48° 03'N; 66° 21'W) is located in Chaleur Bay (Fig. 4.1).

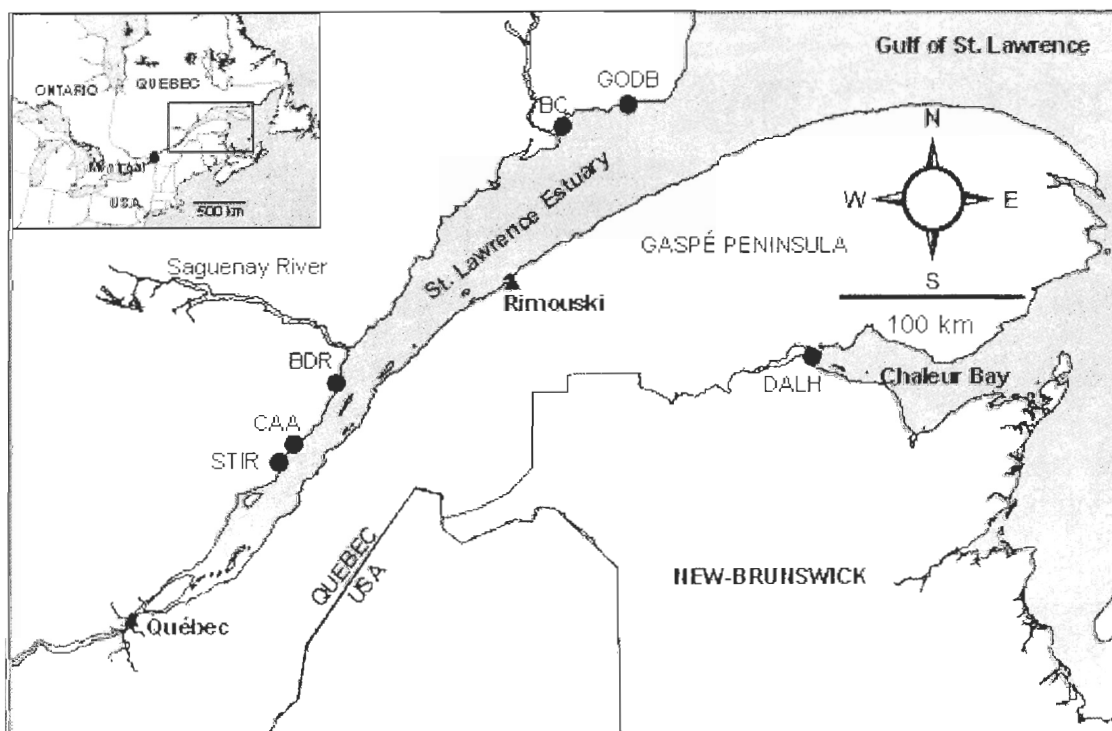


Figure 4.1 Map of the study area showing locations where observations and specimen collection were conducted (see Methods for details). STIR, St-Irénée; CAA, Cap-à-l'Aigle; BDR, Baie-des-Rochers; BC, Baie-Comeau; GODB, Godbout; DALH, Dalhousie.

4.2.2 Habitat segregation

To test our habitat segregation hypothesis, we compared the spatial distribution of each species within the study sites. We also compared composition of their preferred habitat in terms of substrate, macrophyte cover, benthic invertebrate communities and ice cover. This hypothesis was addressed in the intertidal zone of St-Irénée, Baie-des-Rochers and Franquelin. Ouellet et al. (2010b) showed that the winter distribution of goldeneyes is strongly associated with that of tidal flats. The location of every flock of goldeneyes within sight was recorded during an observation session conducted at intervals no shorter than 30 minutes to ensure independence of spatial data. A flock could be a single individual or a group. Spatial data collection was conducted every second week from November to April 2004-2005 and 2005-2006 and from dawn to dusk. Observers were equipped with winter camouflage and a portable hide. An 80 mm spotting scope fit with a 20-60 x eyepiece was used for species identification. Spatial data were recorded in the form of polar coordinates referenced to the observer's location, with the use of a laser range finder Leica and a mapping-grade GPS receiver (Trimble GeoExplorer, precision ± 2.5 m with *a posteriori* correction). Polar coordinates were converted in grid coordinates and projected in a geographic information system. They were superimposed on bathymetry data (Canadian Hydrographic Service, Dept. Fisheries and Oceans Canada) and geo-referenced aerial photographs taken in low tide conditions. The edge of the ice cover was recorded in Baie-des-Rochers only and every day according to the same procedure as the flock location data.

The hypothesis on habitat segregation was tested using only the sessions where both species were present ($n = 70$ sessions). This allowed comparison of habitat use across species under similar habitat availability. The number of individuals observed over a type of habitat in a session relative to the total number of individuals observed in that particular session was compared across species with a paired t test. Also, we assessed the distribution of Barrow's goldeneyes when

common goldeneyes were absent. For that purpose, we quantified habitat availability by measuring the surface area free of ice for each type of habitat. We used only observations from Baie-des-Rochers, the only site where ice cover data were available. We produced a selection index by dividing the number of individuals observed over a type of habitat in a session relative to the total number of individuals observed in that particular session by the proportion of the site represented by this type of habitat that day. An index value significantly larger than one, lower than one or equal to one would indicate positive, negative or neutral selection, respectively. This index was compared with a neutral selection using a t test. No observations of common goldeneye could be conducted in absence of Barrow's goldeneye.

Habitat description consisted in the delineation of homogenous polygons on digital aerial photographs. Study sites were delineated by high and low water marks. Polygons were delineated on the basis of relative *Fucus* cover with 30 % as a threshold value. The resulting polygons were designated as *Fucus* beds (relative cover higher than 30 %) or as bare sediments (relative cover lower or equal to 30 %). This step was validated in the field concurrently with habitat assessment and benthic sampling. Habitat assessment was carried on in July and August 2005 and 2006 using random quadrats (area 25 m²) where the relative cover of substrate classes and macrophytes were recorded. Substrate classes were categorized as follows: clay and sand (particles smaller than 2 mm) and gravel and pebbles (particles larger than 2 mm and smaller than 25 mm) constituted the soft sediments and cobbles and rocks (larger than 25 mm) constituted the hard substrate. Benthic sampling was conducted in five micro-quadrats (total 625 cm²) located in each random quadrat. All invertebrates present in the micro-quadrats from surface to 15 cm deep were collected using a 2 mm mesh and sorted by taxon and size class. Number and biomass were recorded for each taxon and size class. Habitat assessment and benthic sampling could not be conducted in winter due to harsh weather and unpredictable ice conditions and potential disturbance of the flocks of goldeneyes. Therefore, we concede that

invertebrate abundance during winter is not fully represented, however, summer sampling does allow for comparison across habitat types.

4.2.3 Morphology

The bill morphology hypothesis was tested using a principal component analysis. Data were extracted from an archived database from the Canadian Wildlife Service, Québec region (M. Robert, unpublished), which included morphological measurements of 324 individual goldeneyes of both species and both sexes from the Eastern North American population collected by hunters or captured by biologists. The variables included in the PCA were selected in order to minimize correlation with one another ($r_{\text{pearson}} < 0.67$), they were culmen length, bill width measured at the posterior end of the nail, nail length and nail width. The analysis was conducted using a correlation matrix and the first plan explained 86 % of the variance.

4.2.4 Diet

Diet composition was investigated with 37 Barrow's Goldeneyes (28 males and 9 females) collected from December to April in winters 2004-2005 and 2005-2006 along the North Shore of the St. Lawrence Estuary and in Chaleur Bay (Fig. 4.1) (CWS permit SC-1588). Due to extreme ice conditions during our study, a rigid collection plan could not be strictly followed and collection became opportunistic on some occasions. As a result, 15 individuals were collected in Baie-des-Rochers where habitat and benthos data were available. Other individuals were collected in Cap à l'Aigle ($n = 1$), Baie-Comeau ($n = 5$), Godbout ($n = 4$) in the St. Lawrence Estuary and Dalhousie ($n = 12$) in Chaleur Bay (Fig. 4.1), however data on habitat characteristics were not available at these sites. After recovery, post-mortem digestion was prevented with the injection of ethanol in the digestive tract and carcasses were wrapped in plastic bags and frozen until analysis. Diet composition

was addressed through direct gut content examination using the weighting method and relative occurrence and compared with diet composition of common goldeneyes collected from the same area by Bourget et al. (2007).

4.3 RESULTS

4.3.1 Habitat segregation and selection

Barrow's goldeneye used the *Fucus* beds in a larger proportion than did the common goldeneye when both species were simultaneously present ($p < 0.001$, sites pooled) (Table 4.1). The picture was reversed for bare sediments ($p < 0.001$, sites pooled). The specific difference in habitat utilization was more than twice as large in the Barrow's goldeneye as in the common goldeneye. The utilization of *Fucus* beds by Barrow's goldeneye was also more stable than that of common goldeneye, as indicated by coefficients of variation of 42 % and 75 %, respectively. In contrast, the coefficients of variation of bare sediment utilization were 170 % and 114 % for Barrow's and common goldeneyes, respectively. When common goldeneyes were absent, Barrow's goldeneyes still used primarily *Fucus* beds (Table 4.1). But with availability being taken into account, their selectivity for either type of habitat was neutral ($p > 0.12$).

Table 4.1 Mean proportion \pm SD of individuals of Barrow's (BAGO) and common (COGO) goldeneyes observed in two types of intertidal habitat in winter in Baie-des-Rochers, Franquelin and St-Irénée, Québec, Canada. Data were averaged over each session of observation where COGO were either present or absent.

	BAGO, COGO absent ^a		BAGO, COGO present ^b		COGO, BAGO present ^b	
	Bare sediments	<i>Fucus</i> beds	Bare sediments	<i>Fucus</i> beds	Bare sediments	<i>Fucus</i> beds
Baie-des-Rochers	0.301 \pm 0.407	0.699 \pm 0.407	0.338 \pm 0.391	0.662 \pm 0.391	0.603 \pm 0.465	0.397 \pm 0.465
Franquelin	0.397 \pm 0.469	0.603 \pm 0.469	0.002 \pm 0.006	0.998 \pm 0.006	0.218 \pm 0.309	0.782 \pm 0.309
St-Irénée	0.131 \pm 0.320	0.869 \pm 0.320	0.088 \pm 0.239	0.912 \pm 0.239	0.173 \pm 0.343	0.827 \pm 0.343
Total	0.266 \pm 0.398	0.734 \pm 0.398	0.199 \pm 0.339	0.801 \pm 0.339	0.395 \pm 0.452	0.605 \pm 0.452

^a: n = 88, 11 and 34 sessions for Baie-des-Rochers, Franquelin and St-Irénée, respectively

^b: n = 35, 11 and 24 sessions for Baie-des-Rochers, Franquelin and St-Irénée, respectively

4.3.2 Habitat description

Bare sediments in Baie-des-Rochers were largely dominated by fine grains whereas *Fucus* beds were dominated by hard substrates (Table 4.2). The situation in St-Irénée showed less contrast and the intermediate class of sediments dominated in both types of habitat zones. However, the soft sediments and hard substrate were more abundant in bare sediment areas and *Fucus* beds, respectively. Neither type of habitats was a completely homogenous area. Large boulders were scattered in bare sediment areas and small pools layered with soft sediments were present among rocky outcrops in *Fucus* beds. Macrophytes were mostly constituted of *Ascophyllum* and *Fucus* and they were by far more abundant in *Fucus* beds (Table 4.2), although they were also present in bare sediment areas. *Ascophyllum* and *Fucus* were equally abundant in *Fucus* beds in Baie-des-Rochers but the former was rare in St-Irénée.

Table 4.2 Mean \pm SD relative cover (%) of granulometry classes and macrophytes in two types of intertidal habitat in two sites in the St. Lawrence Estuary.

	Bare sediments	<i>Fucus</i> beds
Baie-des-Rochers^a		
rocks and cobbles	8.6 \pm 22.6	80.1 \pm 35.9
pebbles and gravel	0.2 \pm 0.4	0.1 \pm 0.4
sand and clay	91.3 \pm 22.5	19.8 \pm 35.8
<i>Ascophyllum</i>	8.2 \pm 21.2	33.3 \pm 46.0
<i>Fucus</i>	0.0 \pm 0.0	55.8 \pm 47.6
Sea lettuce	0.0 \pm 0.0	3.0 \pm 11.0
Kelp	0.0 \pm 0.0	0.5 \pm 1.9
St-Irénée^b		
rocks and cobbles	12.7 \pm 22.0	65.3 \pm 37.1
pebbles and gravel	59.7 \pm 41.0	33.6 \pm 36.6
sand and clay	27.5 \pm 39.5	1.2 \pm 2.4
<i>Ascophyllum</i>	0.9 \pm 2.9	2.4 \pm 8.5
<i>Fucus</i>	5.6 \pm 7.0	66.3 \pm 39.5

^a: n=12 in bare sediments and 27 in *Fucus* beds

^b: n=23 in bare sediments and 24 in *Fucus* beds

The most abundant invertebrates, regardless of polygon, were *Gammarus*, *Littorina* and the burrowing bivalves *Macoma* and *Mya* (Table 4.3). The levels of abundance, in numbers or biomass, were associated with wide variability. Diversity and levels of abundance were consistently larger in Baie-des-Rochers than in St-Irénée. In Baie-des-Rochers, bare sediment communities were dominated by *Gammarus*, *Macoma*, *Mya* and polychaetes. *Fucus* bed communities were dominated by *Littorina*, *Macoma* and *Gammarus*. In St-Irénée *Littorina*, *Macoma* and *Gammarus* dominated communities in both types of habitat but with different levels of abundance. *Littorina* were by far more abundant in *Fucus* beds regardless of the site. *Gammarus* showed a contrast in their abundance between sites. In Baie-des-Rochers, their highest levels were in bare sediments whereas in St-Irénée they were more abundant in *Fucus* beds. *Macoma balthica* showed similar numbers across habitats in either sites but with much larger variability in *Fucus* beds in Baie-des-Rochers. Their biomass in Baie-des-Rochers was higher but more variable in *Fucus* beds. Conversely, in St-Irénée their biomass was higher in bare sediments but equally variable across habitats. *Mya* was reported only in Baie-des-Rochers. Its biomass was significant in bare sediments but the numbers were very low, indicating that this taxon was mostly constituted of few large individuals. It is interesting to note the low occurrence of mussels in both sites (Table 4.3).

Fucus beds were less prone to freeze than bare sediments where ice cover reached 100 % on some occasions (Fig. 4.2). The ice cover was already well developed in December in bare sediments and remained significant through March. In *Fucus* beds, significant ice cover was observed in January and February only. Ice cover was more variable in *Fucus* beds where monthly coefficients of variation averaged 66 %. In contrast, mean monthly coefficient of variation was 25 % for bare sediments.

Table 4.3 Mean \pm SD biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) and number of individuals (m^{-2}) of benthic invertebrate taxa found in two types of intertidal habitat in two sites in the St. Lawrence Estuary.

	Biomass		Number	
	Bare sediments	<i>Fucus</i> beds	Bare sediments	<i>Fucus</i> beds
Baie-des-Rochers^a				
<i>Buccinum</i>	0.0 \pm 0.0	0.4 \pm 1.3	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.9
<i>Gammarus</i> ^c	148.4 \pm 148.5	57.9 \pm 77.4	793.1 \pm 868.9	409.8 \pm 509.8
<i>Hydrobia</i>	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.3	0.0 \pm 0.0	1.1 \pm 2.8
<i>Lacuna</i>	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.2	0.0 \pm 0.0	0.5 \pm 1.8
<i>Littorina</i>	0.0 \pm 0.0	70.8 \pm 56.2	0.0 \pm 0.0	1414.4 \pm 1316.5
<i>Macoma</i>	177.4 \pm 29.0	275.7 \pm 508.9	752.8 \pm 103.4	740.8 \pm 1548.5
<i>Margarites</i>	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.9
<i>Mya</i>	187.2 \pm 121.5	4.9 \pm 8.9	21.6 \pm 17.8	1.1 \pm 2.1
<i>Mytilus</i>	9.8 \pm 19.6	20.7 \pm 48.2	0.8 \pm 1.6	3.2 \pm 7.1
<i>Tectura</i>	0.0 \pm 0.0	1.0 \pm 1.9	0.0 \pm 0.0	1.3 \pm 2.1
<i>Tellina</i>	0.0 \pm 0.0	1.0 \pm 3.4	0.0 \pm 0.0	0.8 \pm 2.8
polychaete	42.0 \pm 36.0	11.1 \pm 14.6	79.2 \pm 43.7	17.1 \pm 23.0
St-Irénée^b				
<i>Gammarus</i> ^d	2.8 \pm 7.5	18.5 \pm 23.5	39.1 \pm 98.1	278.1 \pm 268.4
<i>Hydrobia</i>	0.0 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0	10.6 \pm 36.3	0.0 \pm 0.0
<i>Littorina</i>	6.0 \pm 9.5	18.2 \pm 12.0	224.0 \pm 339.4	501.0 \pm 275.1
<i>Macoma</i>	30.1 \pm 32.7	15.2 \pm 17.5	56.4 \pm 49.7	40.9 \pm 50.1
<i>Mytilus</i>	0.0 \pm 0.0	2.4 \pm 6.2	0.0 \pm 0.0	0.7 \pm 1.9
<i>Tectura</i>	0.0 \pm 0.0	0.5 \pm 1.5	0.0 \pm 0.0	1.6 \pm 3.7
polychaete	1.3 \pm 2.3	3.1 \pm 3.7	12.2 \pm 15.5	15.8 \pm 14.6

a: n = 4 in bare sediments and 12 in *Fucus* beds

b: n = 13 in bare sediments and 14 in *Fucus* beds

c: n = 12 in bare sediments and 15 in *Fucus* beds

d: n = 18 in bare sediments and 10 in *Fucus* beds

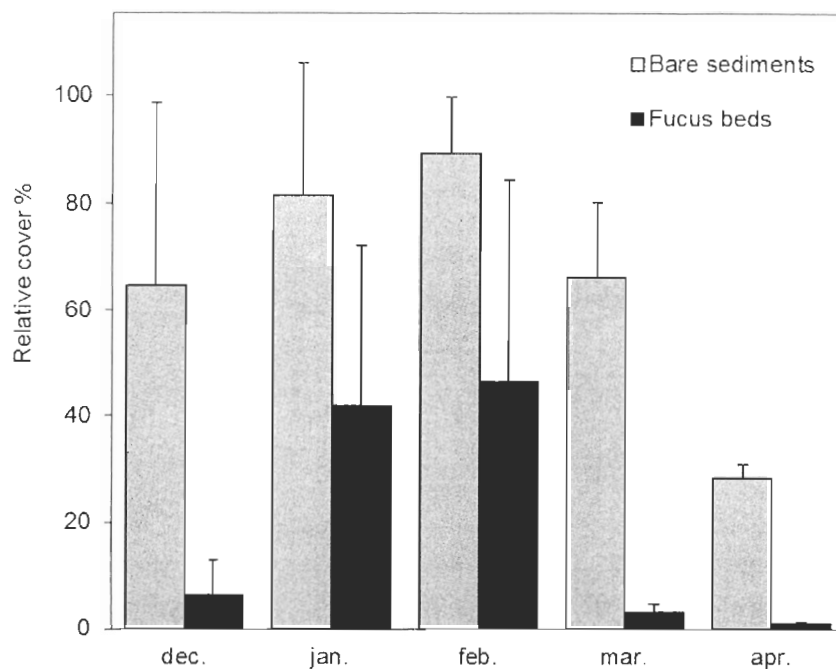


Figure 4.2 Monthly mean \pm SD ice cover relative to polygon area in two types of intertidal habitat in Baie-des-Rochers, Québec, Canada.

4.3.3 Bill morphology

PC1 discriminated sexes well, regardless of species. It accounted for 62 % of total variation and was almost equally determined by all four variables (Fig. 4.3). PC2 discriminated sharply across species, regardless of sexes, suggesting interspecific differences in bill morphology. It accounted for 24 % of total variation and was determined positively by culmen length and width and negatively by nail width and nail length.

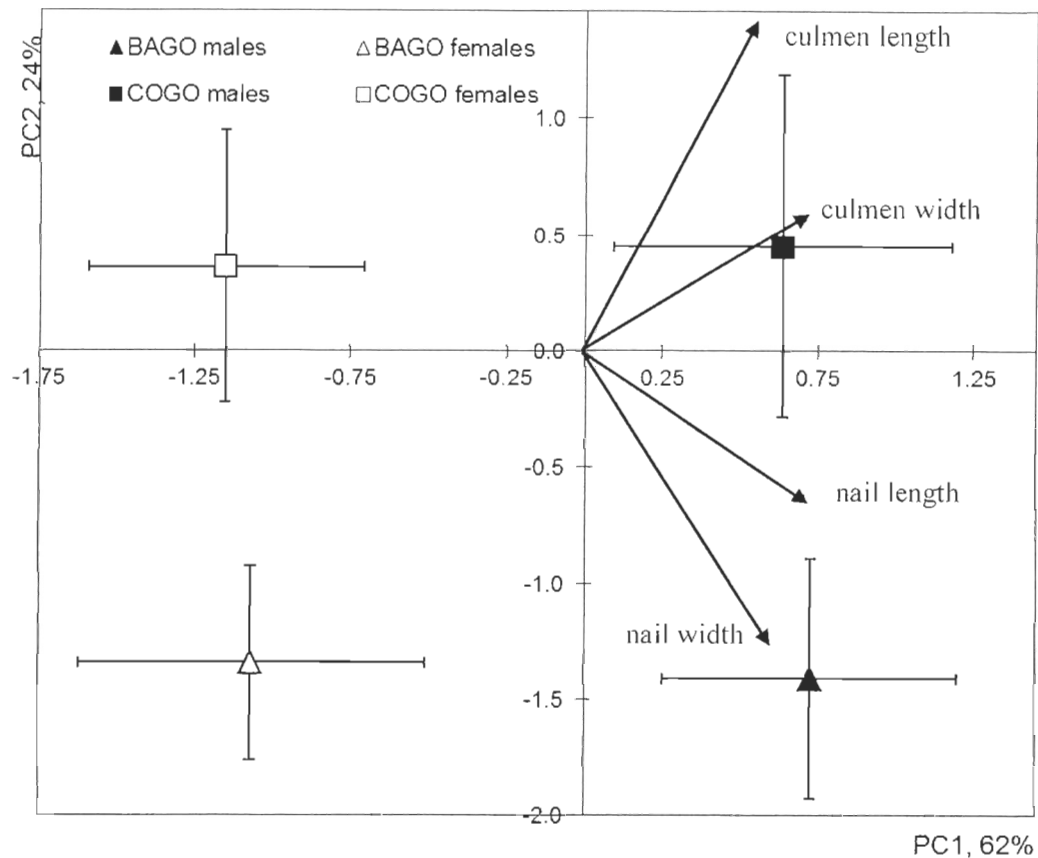


Figure 4.3 Mean \pm SD scores of males and females Barrow's (BAGO) and common (COGO) goldeneyes in the first plan of a PCA including four bill morphology measurements.

4.3.4 Diet

There was only a little amount of prey in the esophagus of most specimens (mean content: 2.4 ± 1.7 g) and we were forced to rely also on the more degraded gizzard content (mean content: 9.9 ± 4.1 g). This incited us to give more emphasis to relative occurrence than to the volumetric method, where data are possibly more biased by differential digestion rate. In contrast with the volumetric method, relative occurrence gives equal mathematical weight to each prey taxa as long as they are

detectable. The most frequent prey in Barrow's goldeneye diet were *Littorina* and *Gammarus* (Table 4.4). These taxa dominated the diet in almost every collection sites. *Mytilus* and gastropods like *Buccinium* and *Margarites* were only locally important. *Mytilus* was more frequent in gizzard than in esophagus, which is coherent with the differential digestion rate. But in the newly ingested and unbiased esophagus content, *Mytilus* showed very low occurrence. Burrowing bivalves like *Mya* and *Macoma* also showed very low occurrence. In Baie-des-Rochers, which was our most important collection site with 15 specimens, the diet of Barrow's goldeneye was largely dominated by *Littorina* and *Gammarus* (Table 4.4, Fig. 4.4). These two taxa were also the most frequent ones in the *Fucus* bed communities of this site (Fig. 4.4). *Macoma* was another highly frequent invertebrate in the benthos of *Fucus* beds but it was nearly absent from the diet of Barrow's goldeneye. *Mytilus* was rare in both the benthos and the diet (Fig. 4.4).

Bourget et al. (2007) published a coastal diet of Barrow's goldeneye and common goldeneye in the St. Lawrence Estuary. According to this study, Barrow's goldeneye fed primarily on gastropods, mostly *Littorina* (75 and 100 % relative occurrence for esophagus and gizzard, respectively) and crustaceans, mostly *Gammarus oceanicus* (94 and 94 % for esophagus and gizzard, respectively). This is consistent with what we observed with a larger sample and a wider spatial and temporal frame. Also, the coastal areas where these specimens were collected are very similar to our collection sites (JFO, unpublished data). Therefore, we feel confident to compare our diet data with those for common goldeneyes reported in Bourget et al. (2007). According to these authors, common goldeneye fed on crustaceans and polychaetes but very little on gastropods. This study reports a complete absence of blue mussels in the diet of common goldeneye and 6 and 56 % relative occurrence in Barrow's goldeneye's esophagus and gizzard, respectively.

Table 4.4 Relative occurrence (%) and mean \pm SD relative mass (%) of prey taxa in the esophagus and gizzard content of Barrow's goldeneyes collected in winter in the St. Lawrence marine system. Numbers in parentheses are sample sizes.

	Total (37)		Baie-Comeau (5)		Baie-des-Rochers (15)		Dalhousie (12)		Godbout (4)		C.-à-l'Aigle (1)
	Occ.	Mass	Occ.	Mass	Occ.	Mass	Occ.	Mass	Occ.	Mass	Mass
Esophagus											
<i>Mytilus</i>	5.4	0.3 \pm 1.4	0.0	na	6.7	0.3 \pm 1.2	8.3	0.6 \pm 2.2	0.0	na	0.0
Und. clam	2.7	0.1 \pm 0.4	0.0	na	6.7	0.2 \pm 0.7	0.0	na	0.0	na	0.0
<i>Buccinium</i>	8.1	2.9 \pm 16.4	0.0	na	6.7	0.3 \pm 1.2	16.7	8.4 \pm 28.8	0.0	na	0.0
<i>Littorina</i>	78.4	58.7 \pm 45.6	80.0	72.3 \pm 43.7	80.0	51.8 \pm 47.6	83.3	75.7 \pm 39.9	50.0	30.1 \pm 47.6	4.0
<i>Margarites</i>	5.4	2.7 \pm 16.4	0.0	na	0.0		0.0	na	50.0	25.4 \pm 49.8	0.0
<i>Gammarus</i>	21.6	15.8 \pm 31.7	40.0	27.7 \pm 43.7	33.3	24.5 \pm 36.6	0.0	na	25.0	19.5 \pm 39.0	0.0
<i>Mysis</i>	2.7	1.1 \pm 6.9	0.0	na	6.7	2.8 \pm 10.9	0.0	na	0.0	na	0.0
Polychaete	8.1	6.0 \pm 22.7	0.0	na	0.0		16.7	10.4 \pm 29.1	0.0	na	96.0
Fish flesh	2.7	2.6 \pm 15.8	0.0	na	6.7	6.4 \pm 24.8	0.0	na	0.0	na	0.0
Unknown	5.4	5.4 \pm 22.9	0.0	na	6.7	6.7 \pm 25.8	0.0	na	25.0	25.0 \pm 50.0	0.0
Gizzard											
<i>Mytilus</i>	29.7	11.3 \pm 26.9	40.0	3.2 \pm 4.4	6.7	0.3 \pm 1.1	58.3	33.2 \pm 39.8	0.0	na	0.2
Und. clam	2.7	0.0 \pm 0.1	0.0	na	6.7	0.1 \pm 0.2	0.0	na	0.0	na	0.0
<i>Buccinium</i>	10.8	9.8 \pm 28.9	0.0	na	0.0		33.3	30.2 \pm 45.5	0.0	na	0.0
<i>Littorina</i>	81.1	40.7 \pm 41.0	60.0	21.0 \pm 39.7	100.0	59.5 \pm 41.2	58.3	28.7 \pm 36.8	100.0	40.2 \pm 40.9	1.2
<i>Margarites</i>	8.1	4.1 \pm 17.4	0.0	na	0.0		0.0	na	75.0	38.1 \pm 43.6	0.0
<i>Gammarus</i>	32.4	22.7 \pm 37.1	40.0	35.8 \pm 49.0	53.3	32.8 \pm 39.5	0.0	na	25.0	17.8 \pm 35.7	98.7
<i>Isopoda</i>	2.7	0.1 \pm 0.8	0.0	na	6.7	0.3 \pm 1.3	0.0	na	0.0	na	0.0
<i>Mysis</i>	2.7	0.2 \pm 0.9	0.0	na	6.7	0.4 \pm 1.5	0.0	na	0.0	na	0.0
Polychaete	18.9	1.4 \pm 4.2	0.0	na	0.0		41.7	3.0 \pm 5.8	25.0	3.8 \pm 7.7	0.0
Fish roe	13.5	3.9 \pm 13.5	0.0	na	20.0	5.8 \pm 18.7	16.7	4.9 \pm 11.6	0.0	na	0.0

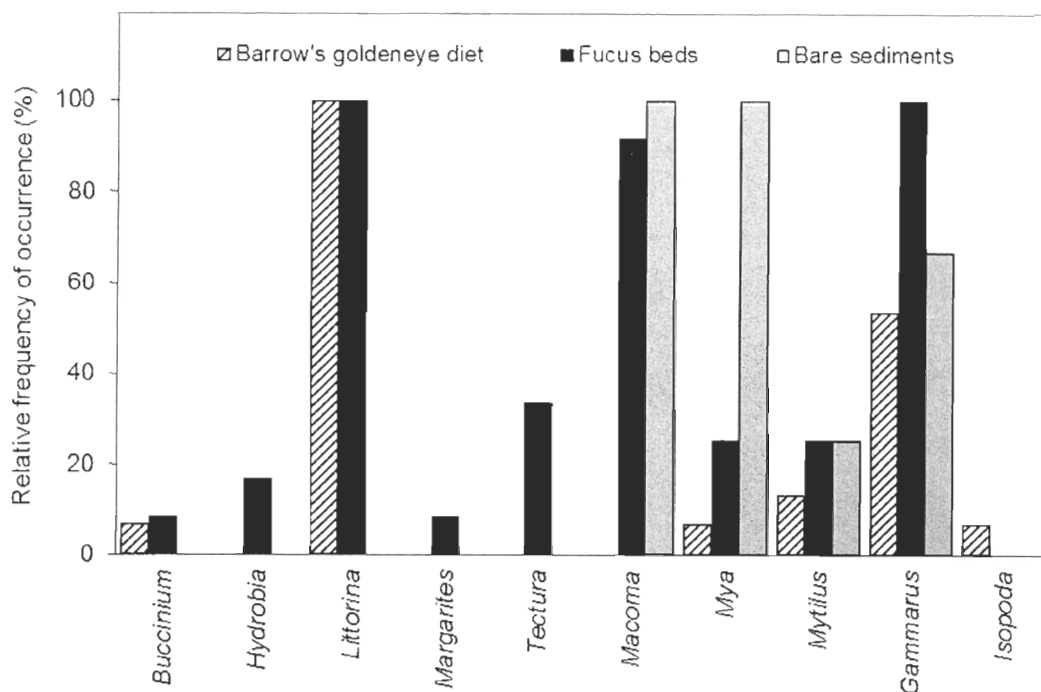


Figure 4.4 Comparison of relative frequency of occurrence of benthic invertebrate taxa between winter diet of 15 Barrow's goldeneyes and benthos of two types of intertidal habitat. All data are from Baie-des-Rochers only, Québec, Canada.

4.4 DISCUSSION

4.4.1 Barrow's goldeneye preferred habitat

Our study revealed that the primary winter habitat of Barrow's goldeneye was *Fucus* beds on hard substrate with high densities of *Littorina*. Its utilization of bare sediment areas was much lower and unsteady. In most instances where Barrow's goldeneyes were observed in bare sediment areas, they were diving around isolated boulders covered with *Fucus*, which provided microhabitat for *Littorina* and *Gammarus*. The common goldeneye also used *Fucus* beds but with less fidelity. This result is consistent with the goldeneyes' preference for the intertidal zone reported at large spatial scale by Ouellet et al. (2010b). None of the habitat types were used in

excess of their availability, but the utilization of the bare sediment areas by common goldeneye was higher and more stable than that of the Barrow's goldeneye. These results bring support to our first hypothesis and we can conclude that both species were spatially segregated. This segregation operates through the different selectivity of both species, Barrow's goldeneye being strongly attached to its preferred habitat and common goldeneye being more ubiquitous. In Alaska, Esler et al. (2000) reported that Barrow's goldeneye densities were positively associated with a mixture of sand, pebbles and cobbles rather than with bedrock and boulders. These authors speculated that the preference of Barrow's goldeneye for mixed substrate was explained by easier removal of mussels. If this statement proves true, it could account for our discrepancy in habitat description since Barrow's goldeneye did not feed primarily on mussels in our study area. Since our benthic sampling was conducted in summer, our data on benthic communities may not be fully representative of the winter period. An unknown portion of the benthic invertebrates may be predated during the fall season but the remaining ones probably grew and gained an unknown amount of biomass. However, opportunistic observations during winter showed that the *Fucus* beds were still largely dominated by *Littorina* and *Gammarus*.

Fucus beds on hard substrate are typically submitted to wave action and tidal currents (Himmelman and Lavergne 1985; Menge and Branch 2001). As a result, *Fucus* beds constitute probably a more steadily available winter foraging habitat than bare sediment areas. Turbulence is the factor that maintains them by preventing important deposition of fine sediment particles (Menge and Branch 2001). It probably also prevents the development of an extensive land fast ice cover. *Fucus* beds are not exempt of ice obstruction caused by ice jams under certain combination of wind and current. But ice jams are mostly short term events as opposed to land fast ice cover which may last for months. This is indicated by the wide variability associated with the mean ice cover in the *Fucus* beds (Fig. 4.2). Also, ice jams are highly dynamic and may still offer leads of open water that can be exploited by goldeneyes. This is a

plausible explanation for the absence of relationship between ice cover and spatial distribution of goldeneyes reported by Ouellet et al. (2010b). We did not detect any territorial behavior in Barrow's goldeneyes, in contrast with Savard (1988). The individuals were part of cohesive flocks most of the time. A possible explanation for this is the pending risk of sudden ice jams which makes territorial defense unprofitable.

Although well provided in rocky outcrops and hard substrate, Baie-des-Rochers is protected against strong tidal currents and rough seas by its orientation perpendicular to the St. Lawrence Estuary's main coastline and by a rocky sill that stretches across its mouth (Sainte-Marie 1986). In contrast, St-Irénée is located on a nearly linear stretch of coast. As a result, the benthos in Baie-des-Rochers experiences a lower turbulence regime than in St-Irénée and this is confirmed by the higher abundance of *Ascophyllum* (Vadas et al. 1990), the higher relative importance of fine sediments, and by the larger benthic species richness in Baie-des-Rochers. Accordingly, the abundance of the burrowing clam *Macoma* in *Fucus* beds in Baie-des-Rochers is explained by the presence of fine sediment deposits among the rocky outcrops. The protection against strong currents and sea swell probably alleviates the costs of swimming in goldeneyes. Given the high energetic cost of swimming in strong tidal currents (Heath et al. 2006) these conditions, together with the higher invertebrate abundance, are one plausible explanation for the higher abundance of Barrow's goldeneyes in Baie-des-Rochers throughout the winter. This is consistent with Esler et al. (2000) who found that densities of Barrow's goldeneyes were higher at sites protected against wind and wave action.

Gammarus distribution is tightly bound to *Fucacea* (Denton and Chapman 1991; Wilkström and Kautsky 2007). More importantly at low tide when *Gammarus* resist desiccation by seeking cover under the fronds. Therefore, when *Fucacea* exhibit a patchy distribution pattern like in our bare sediment type of habitat, they probably have a strong aggregating effect on *Gammarus* distribution. This possibly

explains the high *Gammarus* densities we observed at low tide in bare sediments in Baie-des-Rochers (Table 4.3). This aggregating effect probably makes the dispersed *Fucus* clumps highly profitable foraging patches for sea ducks feeding on crustaceans. Our diet data revealed that about a third of our Barrow's goldeneye specimens had fed on *Gammarus*. This is consistent with our spatial data that showed that roughly a third of the individual Barrow's goldeneyes were observed in bare sediments areas, possibly in search for *Gammarus*.

Interestingly, we never observed a Barrow's goldeneye roosting out of the water, even when resting, despite our 81 days of observation. Even opportunistic nocturnal observations did not reveal any roosting behavior. This contrasts with the habits of some other sea ducks, such as the harlequin duck (Robertson and Goudie 1999) and common eiders (Goudie et al. 2000). Roosting has important implications in thermoregulation since it allows a bird to avoid for a period of time the high thermal conductivity of water. This apparent lack of roosting behavior suggests that Barrow's goldeneye spend most if not all of its time on cold water, well below its thermoneutral zone (Richman and Lovvorn 2011).

4.4.2 Bill morphology

Barrow's goldeneye had a longer and wider nail whereas common goldeneye had a longer and wider bill. This pattern was consistent in both sexes despite sexual dimorphism. A well-developed nail is probably adaptive by preventing bill wear from occurring when picking prey attached to a hard substrate like mussels and *Littorina*. A strong nail is also found in the common eider (Kehoe and Thomas 1987; J.-F. Ouellet, unpublished data) which feeds extensively on epibenthic mollusks much like the Barrow's goldeneye (Guillemette et al. 1996). Rummaging in sediments and macrophytes in search for mobile prey is probably made easier with a well-developed bill like that of the common goldeneye. This difference in morphological patterns

indicates a probable difference in foraging strategies, bringing support to our second hypothesis.

4.4.3 Diet

The Barrow's goldeneye is clearly not a bivalve predator in our study area. This is made obvious by the high densities of *Macoma balthica* and the low occurrence of mussels in its preferred habitat and their very low occurrence in its diet. Instead, the species relied primarily on *Littorina* and, to a lesser extent, on *Gammarus*. These taxa were two of the most abundant ones in Fucus beds according to our summer benthic sampling. This diet contrasts with previous knowledge on the species (Koehl et al. 1982; Vermeer 1982; Ouellet et al. 2010b). On the West Coast of North America, the species feeds extensively on mussels and to a lesser extent, on gastropods (Koehl et al. 1982; Vermeer 1982). But in our study sites, mussels were present in densities too low to be a profitable prey for flocks of dozens of Barrow's goldeneyes. The clam *Macoma*, despite its high abundance in preferred habitat, was completely avoided by Barrow's goldeneyes, possibly because of its burrowing habits. Different reasons may explain the rare occurrence of mussels in our study sites. First, scouring by ice floes may prevent the development of epibenthic invertebrates communities (Archambault and Bourget 1983; Gutt 2001) growing on rocky outcrops like the blue mussel. In contrast, the mobile *Littorina* can seek refuge in crevices (Bergeron and Bourget 1986; Pardo and Johnson 2004). Another possible reason is the strong fluvial currents in the St. Lawrence Estuary which possibly prevent the dispersion of mussel larvae in the Upper Estuary where St-Irénée and Baie-des-Rochers are located (Ardisson and Bourget 1992). Feeding on *Littorina* is probably very similar to feeding on mussels in terms of foraging strategy and capture tactics. Both taxa are epibenthic and attached to a hard substrate and both can reach high numeric densities in shallow and turbulent waters. According to Bourget et al. (2007), common goldeneye feeds primarily on a variety of crustaceans and, to a lesser

extent, on polychaetes in the St. Lawrence Estuary. This is consistent with previous knowledge on that species (Stott and Olson 1973; Vermeer 1982). Our study revealed an example of resource partitioning between two closely related species. As a result, there is probably little potential for competition between both species of goldeneyes on their wintering ground in the St. Lawrence marine system.

Our results showed that Barrow's goldeneye used *Fucus* beds far more intensively than bare sediments. But their selectivity for either types of habitat seemed neutral at the spatial scale where we worked. In fact, their selectivity was possibly operating at a finer spatial scale. Flocks of Barrow's goldeneyes feeding on a *Fucus* covered boulder isolated in a bare sediment area were assigned to this latter type of habitat while they actually were in a micro-scale *Fucus* bed. In our opinion, despite their apparent lack of selectivity it is truly the *Fucus* beds that constitute the primary winter habitat for Barrow's goldeneyes at fine spatial scale. This statement is supported by their diet mostly composed of invertebrates associated with hard substrate and dense *Fucacea* cover and by the fact that the species spends most of its time feeding in winter (up to 72 % of day length according to Laforge 2010). In addition, the invertebrates typically associated with soft substrates were avoided even when abundant.

4.4.4 Conservation issues

Protection of the tidal flats with hard substrate and *Fucus* cover in the St. Lawrence Estuary should be considered in the conservations measures intended to the Eastern North American population of Barrow's goldeneye. Our study revealed that the winter foraging habitat of Barrow's goldeneye in the St. Lawrence Estuary is devoid of organic deposits, which are the places where the contaminants accumulate (Coakley et al. 1993; Lee et al. 1999; Lebeuf and Nunes 2005). Also, its diet on grazing gastropods places the species on a low trophic level and filter-feeding

organisms contribute a small fraction of its diet. This prevents the population from severe biomagnification and explains the generally low levels of contaminants found in Barrow's goldeneye tissues by Ouellet et al. (2012). The preferred habitat of Barrow's goldeneyes is possibly maintained by erosion processes which are expected to intensify over the next decades due to global warming (IPCC 2007). Also, the trend for lower ice regimes for the same reason (IPCC 2007) will probably reduce the occurrence of ice obstruction and the intensity of ice scouring on tidal flats. We therefore predict that the amount and availability of the Barrow's goldeneye's preferred winter habitat will increase over the next decades.

CHAPITRE V

CONCLUSION GÉNÉRALE

5.1 EFFET DE LA CONTRAINTE MÉTABOLIQUE SUR L'UTILISATION DES RESSOURCES ALIMENTAIRES

5.1.1 Retour sur le Chapitre II

Mon étude présentée dans le premier chapitre a révélé l'existence d'une relation négative entre le contenu énergétique du régime alimentaire hivernal des *Mergini* et leur masse corporelle. Ce résultat supporte la première hypothèse qui proposait précisément l'existence de cette relation. J'explique cette relation par l'effet combiné des contraintes métabolique et temporelle et de l'évitement de la compétition interspécifique. L'effet particulier de la contrainte métabolique est le suivant : pour un même groupe taxonomique qui affiche un gradient de masse corporelle, les besoins énergétiques des espèces qui composent ce groupe augmentent de moins en moins pour chaque incrément de masse corporelle le long de ce gradient. Par conséquent, les espèces de petite taille ont des besoins énergétiques plus grands par unité de masse corporelle que celles de grande taille. L'effet de la contrainte temporelle agirait par la courte photopériode hivernale. Cette contrainte empêcherait les petites espèces de compenser leurs besoins en prolongeant leur activité alimentaire au cours de la journée. Elles doivent donc concentrer leur apport énergétique dans une courte fenêtre temporelle. Mes résultats révèlent que la stratégie alimentaire privilégiée par les espèces de petite taille est celle qui priorise la qualité des proies plutôt que la quantité. Ceci offre des similitudes avec le comportement alimentaire du parieur tolérant au risque (Caraco et al. 1980, 1990; Stephens et Krebs 1986; Kacelnik et Bateson 1996), mais les contraintes métabolique et temporelle

n'expliquent pas ce qui incite certaines espèces, c'est-à-dire les plus grosses, à sélectionner les proies les plus pauvres. Une possible réponse à cette question réside dans le phénomène de l'évitement de la compétition. Ce phénomène agirait en interdisant aux espèces de partager exactement les mêmes proies. Il semble exister en effet une pression qui incite les *Mergini* à partitionner les ressources et à éviter le chevauchement de régime alimentaire (Stott et Olson 1973; Vermeer 1982; Goudie et Ankney 1986; Bustnes et Lønne 1997; Bustnes et Systad 2001b; Bourget et al. 2007; Merkel et al. 2007; Anderson et Lovvorn 2011; Brochet et al. 2011). M'inspirant des résultats obtenus par Belovsky (1986, 1997) dans ses études des communautés d'herbivores, j'ai émis l'hypothèse qu'une niche alimentaire puisse être utilisée comme un refuge contre la compétition interspécifique si elle est inabordable pour d'autres espèces. Dans le cas particulier des *Mergini*, les espèces de grande taille bénéficieraient d'un taux métabolique massique plus faible pour se réfugier dans des niches alimentaires possiblement inabordables pour toutes les espèces plus petites. Cette hypothèse n'est pas testée dans mon étude mais les résultats d'une analyse présentés dans la Figure 2.4 apportent quelques éléments qui supportent cette hypothèse.

Cette étude a de plus révélé que la diversité du régime alimentaire hivernal des *Mergini* était elle aussi reliée négativement à la masse corporelle. Ce résultat est conforme avec ma seconde hypothèse qui proposait ce phénomène. Cette relation s'explique probablement par la règle de la condition physique et par l'incertitude du succès associée à la quête alimentaire. Les espèces de grande taille sont théoriquement moins susceptibles que celles de petite taille de se trouver en situation énergétique précaire. Elles peuvent donc se permettre de consacrer leur quête alimentaire à un nombre restreint de proies dont le succès de capture est assuré, sans trop d'égards à leur valeur énergétique, et d'ignorer les autres proies, en accord avec la stratégie qui privilégie le faible gain, la faible variabilité et le succès stable. À l'opposé, les espèces de petite taille pourraient, selon la théorie, être considérées

comme en état d'alerte quasi permanent. Elles consacrent donc leur quête alimentaire à la capture des proies les plus riches, toujours en accord avec leur stratégie de parieur. Cependant, en raison de l'aspect d'incertitude associé à ce type de proies (Guillemette et al. 1992; Wright et al. 1998; Litzow et al. 2004), elles encourent le risque de ne jamais satisfaire leur quota énergétique. Elles demeurent donc relativement opportunistes et ne peuvent probablement pas se spécialiser sur un type de proie autant que le font les grandes espèces. En contrepartie, adopter un comportement excessivement opportuniste pourrait les pousser à récolter en trop grande quantité des proies plutôt pauvres et atteindre leur quota volumétrique avant d'avoir complété leur quota énergétique avec la conséquence de se retrouver en déficit.

J'ai expliqué la composition du régime alimentaire des *Mergini* de grande taille en supposant que leur niche alimentaire leur serve de refuge contre la compétition. Mais encore faut-il que les proies pauvres qu'ils exploitent offrent un niveau de profitabilité qui soit acceptable, en accord avec la théorie de la quête alimentaire (Emlen 1966; MacArthur et Pianka 1966; Stephens et Krebs 1986). Il n'est probablement pas approprié d'attribuer à chaque proie une valeur unique de profitabilité et de comparer les préférences des prédateurs en fonction de ces valeurs. J'é mets l'hypothèse selon laquelle le diagramme de la Figure 1.3 est spécifique à chaque espèce de prédateur. Mon hypothèse est fondée sur le fait que la profitabilité est déterminée par les coûts d'exploitation de la proie. Or, les coûts sont à leur tour déterminés par les aptitudes des prédateurs donc par leur morphologie et leur physiologie. Ces dernières ayant été sélectionnées au cours de l'évolution d'une manière qui améliorerait les performances des prédateurs, elles ne peuvent vraisemblablement pas permettre des performances semblables pour toutes les espèces de *Mergini* et pour tous les types de proies. Selon ce raisonnement, les prédateurs n'auraient donc pas tous les mêmes aptitudes ni les mêmes coûts d'exploitation pour les diverses proies disponibles. Pour prendre un exemple extrême,

il est facile d'imaginer les difficultés rencontrées par une macreuse qui entreprendrait la poursuite d'un poisson comme celles d'un harle qui tenterait la chasse aux coques enfouies dans un fond sableux. Puisque les prédateurs n'exploitent un régime alimentaire que lorsque son rapport coûts/bénéfice est avantageux, je propose l'hypothèse à l'effet que les grandes espèces de *Mergini* bénéficient de coûts d'alimentation comparativement faibles lorsqu'ils s'alimentent de bivalves. Aucun indice de profitabilité n'a été mesuré au cours de cette étude. Par conséquent, aucune comparaison interspécifique des préférences alimentaires sur la base de la profitabilité des proies n'est possible. On peut tout de même faire quelques constatations et émettre certaines hypothèses en transposant dans la Figure 1.3 les résultats de mon étude. Par exemple, les *Mergini* de taille supérieure exploitent un régime peu diversifié. Ceci correspondrait, dans la Figure 1.3, à des proies abondantes et hautement profitables, c'est-à-dire situées très haut sur l'ordonnée dans une plage de valeurs où on retrouve un petit nombre de proies potentielles. Autre constatation, les *Mergini* de taille inférieure adoptent un régime plus diversifié mais qui inclut des proies possiblement plus rares ou de capture moins facile. Ceci pourrait correspondre aux taxons de proies situés dans des plages de valeurs plus faibles le long de l'ordonnée, là où se retrouvent un plus grand nombre de proies.

5.1.2 Le phénomène de l'autocorrélation phylogénétique

En dépit du fait que mon étude soit basée sur environ 1000 contenus stomacaux de *Mergini* récoltés durant plus d'un siècle dans plus de 100 localités, il existe tout de même un aspect dans cette étude qui pourrait être vu comme une faiblesse. Il s'agit du contexte phylogénétique auquel appartiennent les *Mergini*. Les douze espèces incluses dans l'étude sont réparties en six genres taxonomiques. Trois genres sont constitués chacun de trois espèces et les trois autres sont monospécifiques. Il existe donc un certain potentiel d'autocorrélation phylogénétique (Felsenstein 1985). L'autocorrélation phylogénétique est un concept fondé sur au

moins deux postulats : 1) les espèces apparentées partagent sensiblement un même phénotype issu de l'espèce ancestrale, 2) le phénotype ancestral est retenu et propagé chez les descendants par inertie phylogénétique. Le phénomène de l'autocorrélation phylogénétique survient lorsque, parmi un groupe d'espèces soumis à l'étude, certaines espèces sont davantage apparentées entre elles qu'avec les autres. Leurs traits phénotypiques ne sont pas indépendants les uns des autres du fait de leur relation phylogénétique (Felsenstein 1985). En conséquence, ces espèces apparentées ne représentent pas des unités d'échantillonnage indépendantes mais plutôt des cas de pseudo répllication. Dans le cas de l'étude présentée dans le second chapitre, les eiders du genre *Somateria*, les macreuses et les garrots pourraient être vus comme trois cas de pseudo répllication. Il existe diverses approches mathématiques qui permettent de circonvenir le problème de l'autocorrélation phylogénétique. La plus utilisée est vraisemblablement celle des contrastes indépendants (*phylogenetically independent contrasts*) présentée par Felsenstein (1985). Toutefois, l'application systématique de cette méthode dans les études comparatives, ou de toute autre méthode visant à éliminer l'effet de la contrainte phylogénétique, a été critiquée par Westoby et al. (1995a, b) et McNab (2002, 2003b) (lire cependant Harvey et al. 1995a, b pour l'opinion contraire).

Avant de choisir d'appliquer ou non une méthode visant à éliminer l'effet de la contrainte phylogénétique, il importe d'abord de prendre position dans la question qui demande qui, de l'écologie, de la phylogénie ou de leur combinaison, explique les phénotypes observés chez les organismes. Dans le cas précis de l'évolution du régime alimentaire des *Mergini*, ma position est la suivante : j'admets que l'inertie phylogénétique puisse avoir contribué, au moins en partie, aux phénotypes actuels mais je suppose que son rôle soit plutôt marginal comparativement à celui des facteurs écologiques. Pour cette raison, je n'ai pas recouru à la méthode des contrastes indépendants. Mon opinion est fondée sur les arguments suivants et se base sur la phylogénie proposée pour le groupe par Livezey (1995). Premièrement, le

groupe affiche une diversité phénotypique qui témoigne d'une faible inertie phylogénétique. Par exemple, les garrots regroupent la plus petite espèce de *Mergini* et deux autres espèces de taille médiane. De ces dernières, le Garrot à œil d'or exploite une niche alimentaire basée sur les crustacés, un peu à la manière des petites espèces, tandis que le Garrot d'Islande se nourrit principalement de mollusques comme le font les plus grosses espèces. En conséquence, le Garrot à œil d'or partage une masse corporelle sensiblement identique à celle du Garrot d'Islande mais un régime alimentaire très semblable à celui du petit Garrot. Aussi, l'Eider de Steller et l'arlequin plongeur sont des espèces qui contrastent en termes de masse corporelle avec leur groupe-frère le plus proche, soit les *Somateria* et le groupe macreuses-harelde-garrots-harles, respectivement. Finalement, c'est vraisemblablement la même espèce ancestrale qui a engendré les *Mergini* prédateurs d'invertébrés et le groupe hautement apomorphique des harles piscivores. Deuxièmement, l'alimentation est une activité primordiale dans la survie de tout être vivant et l'efficacité dans l'alimentation contribue probablement beaucoup à la valeur sélective d'un individu. Par conséquent, les pressions sélectives exercées sur toute structure ou organe participant à l'alimentation doivent être très intenses chez des taxons hivernant dans des milieux aussi énergétiquement exigeant que les milieux côtiers nordiques. Ceci donne un rôle important aux facteurs écologiques dans l'évolution des espèces. Il y a tout lieu de croire que rien ne soit laissé au hasard dans l'évolution des *Mergini* et que les phénotypes qui ont traversé les époques procuraient à leurs propriétaires une bonne valeur sélective. Les eiders du genre *Somateria* et les macreuses sont deux groupes relativement homogènes sous divers aspects et chez lesquels on est justifié de soupçonner une certaine inertie phylogénétique. Ainsi, que leurs phénotypes respectifs soient largement hérités d'espèces ancestrales dépend de l'inertie phylogénétique, mais que ces phénotypes aient été transmis de génération en génération dans un environnement plutôt inhospitalier donne encore une fois une importance aux facteurs écologiques. Mon opinion est en accord avec le concept du conservatisme de la niche phylogénétique (*phylogenetic niche conservatism*, Westoby

et al. 1995a), lequel concept considère les caractères issus de l'évolution comme à la fois dépendants de l'hérédité et maintenus par les forces sélectives contemporaines. Ce concept accorde un rôle important aux facteurs écologiques tout en reconnaissant l'effet de souche de la phylogénie. Tout de même sensible au problème de l'autocorrélation phylogénétique, j'ai réalisé mon étude sur deux niveaux taxonomiques. Ces niveaux étaient d'abord celui des espèces, avec le potentiel d'autocorrélation déjà expliqué. Le deuxième niveau était celui des genres taxonomiques. Ce niveau avait l'avantage d'assurer une indépendance des données très satisfaisante. En contrepartie, il réduisait de moitié le nombre de points utilisés dans la relation. Ces deux niveaux, sans donner des résultats identiques, ont affiché les mêmes tendances. De plus, l'application à titre comparatif de la méthode des contrastes indépendants dans l'analyse de la relation liant le contenu énergétique du régime alimentaire à la masse corporelle a donné une relation négative significative ($r = -0.650$; $p = 0.042$), ce qui est cohérent avec les résultats de l'analyse qui ignorait l'aspect phylogénétique.

5.1.3 Cas des espèces disparues

Le second chapitre a délibérément omis les *Mergini* ichtyophages des genres *Mergus* et *Lophodytes*. Un autre grand absent de cette étude est l'Eider du Labrador (*Camptorhynchus labradorius*), une espèce endémique des milieux côtiers du Nord-Est de l'Amérique du Nord. Cette espèce est disparue au cours des dernières décennies du 19^e siècle en laissant très peu d'information sur les causes de sa disparition (Chilton 1997). La connaissance de la niche alimentaire de l'Eider du Labrador pourrait pourtant contribuer à la compréhension de la vulnérabilité de sa ou ses populations et des causes de son déclin. Cette connaissance serait très utile dans les efforts de conservation des espèces actuelles, dont plusieurs affichent des déclin d'effectifs. Mon étude du régime alimentaire des *Mergini* permet une révision du cas de l'Eider du Labrador. La masse corporelle des mâles de cette espèce aurait été de

865 g selon Audubon (1843, cité dans Chilton 1997). La masse de la femelle est incertaine, mais considérant que le dimorphisme sexuel moyen chez les *Mergini* est tel que la masse des femelles représente environ les quatre cinquièmes de celle des mâles (Livezey 1993; J.-F. Ouellet, données non publiées), on peut estimer la masse de la femelle Eider du Labrador à 692 g. Ceci donne une masse moyenne pour l'espèce de 778 g. D'après la relation que j'ai présentée dans la Figure 2.3, cette valeur de masse corporelle correspondrait à un contenu énergétique du régime alimentaire de $253 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ ph}$. Un régime basé exclusivement sur les bivalves lui imposerait l'ingestion d'un volume de proies représentant 136 % de sa masse corporelle. Un régime exclusivement basé sur des *Malacostraca* lui imposerait d'ingérer un volume de proie qui représenterait 67 % de sa masse corporelle. Dans l'ordre des masses corporelles du groupe des *Mergini* (Tableau 2.1), l'Eider du Labrador se situe entre l'Harelde kakawi ($761 \pm 64 \text{ g}$) et l'Eider de Steller (809 g). Aucune de ces espèces ne se présente comme une grande consommatrice de bivalves (Figure 2.1, Tableau 2.2). On peut poser l'hypothèse que cette espèce se nourrissait d'une variété de proies, un peu à la manière des autres *Mergini* contemporains de taille correspondante. Cependant, selon la revue des archives ornithologiques du 19^e et début du 20^e siècle réalisée par Chilton (1997), l'espèce s'alimentait de bivalves à faible profondeur dans des zones de dépôts meubles. Elle possédait un bec très spécialisé avec des lamelles bien développées et doté de rabats cutanés (Chilton 1997). Ceci suggère un mode d'alimentation de filtreur tactile basé sur la consommation d'organismes fouisseurs. Ce niveau de spécialisation du bec laisse croire à un régime alimentaire tout aussi spécialisé (Kehoe et Thomas 1987; Guillemette 1998; van Gils et al. 2003a). Selon ce raisonnement, les bivalves devaient donc constituer une forte proportion du régime de l'espèce. Ceci la rapproche du groupe des macreuses dont elle est la plus proche espèce-sœur (Livezey 1995) et dont elle était un possible compétiteur. Cependant, la masse corporelle de l'Eider du Labrador présente l'espèce comme plutôt petite pour exploiter une niche alimentaire basée principalement sur les bivalves (Figure 2.1 et 2.4). Combiner de

manière profitable cette masse corporelle à ce régime alimentaire hypothétique nécessite une stratégie alimentaire propre à réduire le plus possible les coûts d'alimentation. Ceci implique une capacité de détection et de capture des proies et une digestion très efficaces. À cet égard, le bec hautement spécialisé de l'espèce était probablement accompagné d'organes de digestion spécialisés (Guillemette 1998; van Gils et al. 2003a) qui devaient lui procurer l'efficacité nécessaire. Cependant, un mode de vie spécialisé peut potentiellement devenir un handicap dans un environnement changeant. Si la valeur de masse corporelle rapportée par Chilton (1997) est juste et si les mentions des observateurs du 19^e siècle quant à son habitat sont valides, on peut émettre l'hypothèse qu'avec sa masse plutôt petite et son régime alimentaire basé sur les bivalves, l'Eider du Labrador constituait une espèce plutôt précaire dans un environnement côtier nordique. Il se pourrait que cette précarité ne soit pas tout à fait étrangère à l'extinction de l'espèce.

Les résultats de mon étude de l'effet de la masse corporelle sur la composition du régime alimentaire peuvent aussi apporter des éclaircissements sur l'écologie de deux autres espèces éteintes, *Chendytes lawi* et *C. milleri*. Ces espèces appartenaient au groupe de *Mergini* (Livezey 1993) et se sont éteintes durant l'holocène il y a environ 2400 ans (Jones et al. 2008). Il s'agissait d'espèces de grande taille. Leur masse corporelle a été estimée par Livezey (1993) à 2550 g et 1820 g pour *Chendytes lawi* et *C. milleri*, respectivement, ce qui est proche de celle de l'Eider à duvet (1922 g, Tableau 2.1). Les *Chendytes* avaient la particularité d'être inaptes au vol et possédaient des ailes et une musculature de vol rudimentaires (Livezey 1993). Leur répartition couvrait la côte de la Californie et les îles californiennes (Jones et al. 2008). Aucune information n'est disponible quant à leur régime alimentaire. Quoique la masse corporelle situe *Chendytes lawi* légèrement hors de la plage de valeurs utilisées, le diagramme de la Figure 2.3 suggère un régime alimentaire de 141.9 kJ·g⁻¹ph et 173.5 kJ·g⁻¹ph pour *Chendytes lawi* et *C. milleri*, respectivement. Mon analyse de la composition du régime alimentaire permet de formuler l'hypothèse

selon laquelle ces espèces se nourrissaient de bivalves (Figure 2.1). Cette hypothèse trouve un certain appui dans l'analyse morphologique de *C. lawi* réalisée par Livezey (1993) qui rapporte que l'espèce possédait un bec qui offrait une forte ressemblance avec celui des eiders du genre *Somateria*.

5.1.4 Le rôle potentiel de la charge alaire

Une importante hypothèse alternative n'a pas été abordée dans les chapitres : l'étalonnage de la composition du régime alimentaire avec la charge alaire. La charge alaire est un paramètre incontournable en aérodynamique. Elle réfère au rapport liant le poids d'un corps à sa superficie portante. Les espèces animales, comme les aéronefs, qui possèdent une valeur de charge alaire élevée sont caractérisés par une vitesse au point de décrochage élevée et par une manœuvrabilité médiocre (Rayner 1988; Norberg 1990). Une valeur extrême de charge alaire peut complètement interdire le vol (Guillemette 1994). Ce paramètre possède des implications importantes en écologie chez les oiseaux car ceux-ci s'alourdissent et leur charge alaire augmente lorsqu'ils s'alimentent. Il est par exemple facile d'imaginer un aigle qui sélectionne ses proies en fonction de leur poids et qui soit incapable de prendre son envol avec une prise trop lourde pour lui. Les aigles possèdent de grandes ailes et, allèges, ils jouissent d'une faible charge alaire ($0.7 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$ pour l'Aigle royal femelle, Poole 1938). Ceci leur procure la marge de manœuvre nécessaire pour s'alourdir avec une proie. Il est toutefois plus subtil d'imaginer qu'un canard régisse le temps qu'il consacre à son alimentation en fonction de la taille de ses ailes. C'est pourtant le cas. Les canards en général, et les *Mergini* en particulier, possèdent une charge alaire typiquement élevée, il s'agit d'une caractéristique endémique au groupe (Rayner 1988). Ils disposent donc de peu de marge de manœuvre pour s'alourdir. Guillemette et Ouellet (2005) ont estimé à $2.3 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$ la limite au-delà de laquelle l'envol n'est plus possible chez l'Eider à duvet. Dans une apparente incohérence biologique, plusieurs de ces canards défavorisés sur le plan aérodynamique consomment les

mollusques en grande quantité et avec leur exosquelette. De toute évidence, le régime alimentaire des *Mergini* comporte un haut potentiel d'alourdissement. De plus, les lois de la géométrie font que la charge alaire augmente avec la masse corporelle. Par conséquent, la capacité de s'alourdir tout en maintenant la capacité de vol devrait diminuer le long du gradient ascendant de masse corporelle des *Mergini*. On aurait donc pu émettre l'hypothèse selon laquelle la proportion du régime représentée par les proies les plus lourdes, soit les mollusques, décroisse le long de ce gradient. Au vu des résultats du second chapitre, cette hypothèse aurait été rejetée puisque les espèces qui consomment les mollusques en plus grande quantité sont justement celles qui souffrent d'une charge alaire élevée, soit les espèces de grande taille (Figure 2.1). Il est donc possible que la contrainte aérodynamique imposée par la charge alaire ait joué un rôle plutôt mineur dans l'évolution de la sélection alimentaire des *Mergini*. Une potentielle explication à cette possibilité est que le vol constitue de toute façon une activité très rare dans l'horaire quotidien des *Mergini* (10 minutes par jour chez l'Eider à duvet, Pelletier et al. 2008).

5.1.5 La valeur énergétique du régime des *Mergini*

Il est plausible que les résultats obtenus dans cette étude puissent tout aussi bien être obtenus avec d'autres groupes taxonomiques. Par exemple, Belovsky (1997) a observé un pareil phénomène de ségrégation alimentaire basée sur la masse corporelle dans une communauté de mammifères herbivores. Il existe toutefois une propriété du régime alimentaire des *Mergini* qui pourrait avoir amplifié le signal dans ce cas particulier, il s'agit de son apparente pauvreté en énergie (pour des exemples de contenus énergétiques d'autre proies, voir Reinecke et Owen 1980; Wijnandts 1984; Hoffman et Bookhout 1985; Johnson et al. 1985 et Vermeer et Devito 1986). Cette pauvreté a fait en sorte que toutes les proies n'étaient pas également abordables pour toutes les espèces de *Mergini* (Figure 2.4). Tel qu'expliqué précédemment, il était possible qu'une niche alimentaire plutôt pauvre en énergie serve de refuge pour

une espèce contre la compétition avec toutes les autres espèces pour lesquelles cette niche est inabordable. Mais dans le cas où les proies les plus pauvres auraient encore été abordables pour les plus petites espèces, le portrait aurait pu être différent. La partition des ressources alimentaires aurait alors pu s'opérer selon un autre critère que la masse corporelle. En effet, en aucun cas une niche alimentaire fondée sur les proies les plus pauvres n'aurait pu servir de refuge contre la compétition.

Les bivalves, qui apparaissent en quantité variable dans le régime alimentaire de toutes les espèces de *Mergini*, constituent probablement le groupe de proies responsable du faible contenu énergétique de leur régime. D'autres groupes taxonomiques exploitent aussi les bivalves comme proies principales. Parmi ceux-ci on peut citer le morse (*Odobenus rosmarus*) et les oiseaux limicoles (Charadriiformes, Scolopacidés) (Piersma et al. 2003; van Gils et al. 2003a). Le cas du morse offre des contrastes très intéressants avec celui des *Mergini*. Cette espèce possède en effet un appareil buccal et un comportement alimentaire hautement spécialisés (Levermann et al. 2003). Le morse s'alimente principalement dans des zones de dépôts meubles où abondent les bivalves fouisseurs. À la différence des *Mergini*, il s'agit d'un prédateur tactile et visuel qui détecte la présence de ses proies à l'aide de ses nombreuses vibrisses très sensibles (Kastelein et van Gaalen 1988; Levermann et al. 2003). De ce fait, il est probablement beaucoup plus efficace que les *Mergini* dans l'alimentation en période d'obscurité, donc possiblement moins contraint par la courte photopériode hivernale. Aussi, son appareil buccal lui permet de s'alimenter par succion en aspirant le corps organique des bivalves hors de leur coquille (Levermann et al. 2003). Il retire probablement une meilleure profitabilité de ses proies que le font les *Mergini* puisqu'il est épargné de la digestion mécanique de leur exosquelette. Finalement, son épaisse couche de graisse sous-cutanée et ses grandes capacités d'apnée (Levermann et al. 2003) lui procurent probablement des avantages en termes de thermorégulation et de durée de plongée. Le cas des oiseaux limicoles offre aussi des comparaisons intéressantes. D'abord ces espèces ne

s'alimentent pas en plongée mais à gué sur le rivage. Elles sont donc épargnées des coûts de thermorégulation liés à la plongée en eaux froides. Elles sont aussi épargnées des coûts en énergie et en temps associés à la structure des cycles de plongée des *Mergini*. De plus, l'activité alimentaire des espèces d'oiseaux limicoles peut, avec des délais assez courts, alterner entre la capture d'une proie, la recherche et la détection de la proie suivante (van Gils et al. 2003b). Ces comparaisons entre les stratégies alimentaires de différents prédateurs qui s'alimentent sensiblement du même groupe de proies laissent aussi supposer que l'exploitation des bivalves soit plus profitable aux morses et aux oiseaux limicoles qu'aux *Mergini*.

5.1.6 Évolution du groupe

Les résultats obtenus dans cette étude fournissent des pistes possibles et inédites pour expliquer l'évolution du groupe taxonomique des *Mergini*. Il est d'abord pertinent de rappeler que toutes les espèces appartenant au groupe des *Mergini* sont issues d'une même espèce ancestrale. L'espèce ancestrale à l'origine de ce groupe diversifié devait donc posséder une grande plasticité phénotypique. Elle devait fort probablement afficher une large variabilité de taille corporelle parmi ses populations. La capacité de plongée de cette espèce est incertaine mais il semble qu'elle soit apparue comme une homoplasie partagée avec quelques autres groupes d'anatidés, comme le suggèrent Donne-Goussé et al. (2002). Cette espèce ancestrale des *Mergini* était elle-même issue d'une espèce d'anatidé continentale incapable de plongée. Elle a fort probablement colonisé le milieu côtier durant ses périodes hors reproduction de manière à tirer profit d'une niche inoccupée dans un milieu où les ressources alimentaires abondaient. Cependant, le milieu côtier offre des habitats linéaires fortement structurés horizontalement et verticalement, et donc très propices à la compétition pour l'espace. La structure horizontale est modulée par, à titre d'exemple, la salinité dans le cas des estuaires et par la latitude dans le cas des côtes orientées dans un axe nord-sud. Un important agent qui contribue à la structure

verticale du milieu est la profondeur de l'eau. La profondeur détermine la durée de submersion (de nulle à permanente) qui exerce une influence importante sur le type et la granulométrie du substrat par l'effet de l'érosion et de la déposition, et sur la composition de la communauté benthique. Le type de substrat influence aussi la composition de la communauté benthique. En retour, la composition de la communauté benthique détermine la disponibilité des proies pour les canards de mer. Ce milieu offre généralement des proies en abondance mais de faible valeur énergétique. La profondeur détermine aussi les coûts de plongée en termes de natation et de thermorégulation. L'espèce ancestrale des *Mergini* a donc trouvé, en milieu côtier, une étroite bande d'habitat où l'accessibilité des proies diminue et le coût d'alimentation augmente à mesure que la profondeur augmente le long de la pente littorale. La compétition intraspécifique pour l'espace et pour les proies devait être très intense et ses effets sur la profitabilité des proies devaient être ressentis de façon aiguë par les individus de l'espèce ancestrale. Sous la pression sélective, les individus se seraient confinés dans des niches les plus exclusives possible. Les individus de petite taille subissant un coût de thermorégulation plus élevé devaient monopoliser les proies qui offraient le meilleur gain net en énergie. Elles pouvaient possiblement réaliser ceci en déployant de l'agressivité. Goudie et Ankney (1988) ont d'ailleurs observé une relation inverse entre la fréquence des interactions agonistiques et la taille des espèces de *Mergini*, suggérant que les *Mergini* de petite taille possèdent un plus grand potentiel d'agressivité. Les individus de grande taille pouvaient tirer profit d'un taux métabolique massique assez faible pour s'établir dans une niche alimentaire fondée sur des organismes à plus faible valeur énergétique nette ou à coût d'exploitation plus élevé. Ceci aurait ouvert la voie à une répartition spatiale étalée sur le littoral et au-delà vers le large. La répartition des individus en niches différenciées a probablement causé un effet de rétroaction qui a stabilisé les phénotypes les plus adéquats dans chacune de ces niches. Le phénomène s'est probablement répété à multiples reprises avec différentes espèces se divisant chacune en plusieurs autres selon un processus de spéciation sympatrique. Ce scénario

hypothétique est largement inspiré de l'analyse réalisée par Livezey et Humphrey (1985) sur l'évolution des brassemers (*Tachyeres* spp.) d'Atlantique sud, un groupe d'anatidés n'appartenant pas aux *Mergini* mais qui, comme eux, exploite un milieu côtier froid.

Pris au premier niveau, ce scénario pourrait susciter la vieille question ornithologique qui demande qui, de l'œuf ou de la poule, est apparu le premier. En effet, cette question bien connue pourrait être reformulée comme suit : « Les espèces actuelles des *Mergini* se nourrissent-elles de ces proies parce qu'elles possèdent la taille corporelle qu'on leur connaît ou possèdent-elles cette taille corporelle parce qu'elles s'alimentent de ces proies? ». La réponse à cette question est probablement : « Les deux propositions sont vraies et tout est question de rétroaction ». En effet, certains individus de l'espèce ancestrale qui jouissaient dès le départ d'une masse corporelle supérieure à la norme auraient bénéficié de l'avantage de pouvoir exploiter une niche alimentaire inabordable à plusieurs autres individus. L'exploitation de cette niche aurait été facilitée par une taille corporelle hors-norme et un phénomène de rétroaction aurait conduit à la sélection des descendants possédant ce caractère. Le caractère peut finalement s'être fixé chez les adeptes de cette niche. Cette niche alimentaire peut avoir contribué à l'établissement d'un isolement reproductif de type écologique qui a mené, au cours de l'évolution, au développement d'une nouvelle espèce. Ce scénario hypothétique implique, de façon accessoire, que l'espèce ancestrale des *Mergini* était de taille plutôt petite et que le caractère « grande taille corporelle » serait une autapomorphie, ce qui est confirmé par Livezey (1995). Pour que ce scénario soit vrai, en accord avec les conditions essentielles pour que la compétition opère, il faut que le processus de ségrégation alimentaire ait débuté avant les multiples processus de spéciation et se soit prolongé alors que les espèces ancestrales de *Mergini* appartenaient aux mêmes communautés, en accord avec le phénomène de spéciation sympatrique.

5.2 SÉLECTION DE L'HABITAT

Un des objectifs de cette thèse s'intéressait à décrire la sélection de l'habitat hivernal du Garrot d'Islande dans le système marin du St-Laurent et à la comparer à celle du Garrot à œil d'or dans le but de vérifier le potentiel de compétition entre ces deux espèces. Cette étude a révélé des patrons de répartition très différents entre celles-ci. Le Garrot d'Islande affichait une répartition très groupée où la grande majorité des effectifs étaient observés dans une fraction de l'aire d'étude inventoriée (Figure 3.4). À l'opposé, le Garrot à œil d'or se répartissait selon un patron beaucoup plus homogène. Ceci supporte la prédiction formulée à cet effet à la section 3.1. Cette portion de l'étude a aussi montré que ces deux espèces se répartissaient selon des patrons qui semblaient assez éloignés d'une répartition libre idéale (Figure 3.4), quoique l'écart n'ait pas été testé formellement. L'analyse de sympatrie a montré que ces deux espèces étaient largement sympatriques dans le Saint-Laurent en hiver lorsqu'on examine le système avec une résolution spatiale grossière (Figure 3.3). Et ce, conformément aux observations de Robert et Savard (2006). Toutefois, leur niveau de sympatrie décroissait à mesure que la résolution spatiale était raffinée en accord avec ma prédiction qui énonçait ce résultat. Les résultats de cette analyse indiquent une tendance à la ségrégation spatiale à l'échelle du kilomètre. Cette différence dans les patrons de répartition spatiale combinée à la diminution du niveau de sympatrie suggère que les Garrots d'Islande et à œil d'or utilisent des habitats différents. Pourtant, aucun des descripteurs de l'habitat utilisés, mis à part la direction de la côte la plus proche, n'a permis de discriminer les répartitions des deux espèces. Ceci contredit la troisième prédiction que cette étude tentait de vérifier. Celle-ci affirmait que les facteurs physiques qui contrôlent la répartition des espèces diffèreraient. L'analyse de la sélection d'habitat n'a montré aucune différence dans les profondeurs utilisées, les deux espèces étant nettement des utilisatrices de l'étage intertidal. Ceci suggère que les deux espèces obéissent à des critères de sélection d'habitat similaires, du moins à l'échelle spatiale à laquelle cette étude a été conduite.

En contrepartie, plusieurs descripteurs de l'habitat ont permis de discriminer la répartition des garrots avec une répartition aléatoire. Ces descripteurs étaient la profondeur, la distance à la rivière de taille moyenne la plus proche et la concentration et variabilité historique du couvert de glace.

C'est en raffinant encore davantage la résolution de l'étude que des différences entre les Garrots d'Islande et à œil d'or ont commencé à apparaître. Les résultats que j'ai obtenus dans l'étude présentée dans le quatrième chapitre ont d'abord montré que l'habitat hivernal préféré par les Garrots d'Islande et à œil d'or à l'échelle de la parcelle d'alimentation était le même (Tableau 4.1). Cet habitat se décrit comme un champ de fucacées (*Fucus* spp. ou *Ascophyllum* spp.) sur substrat rocheux où abondent les littorines et les gammarès. Mais c'est l'intensité de l'utilisation que font ces deux espèces de leur habitat qui différait. Le Garrot d'Islande était beaucoup plus attaché à cet habitat que le Garrot à œil d'or qui faisait aussi usage des zones de dépôts meubles. Ceci supporte partiellement la première hypothèse qui proposait que l'habitat utilisé par les deux espèces différait, mais ce résultat est tout à fait conforme avec la première prédiction qui affirmait que les habitats utilisés étaient riches en mollusques et crustacés. Aussi, en plus de ne pas utiliser de manière semblable leur habitat préféré, ces deux espèces possèdent une morphologie alimentaire différente (Figure 4.3) et n'exploitent pas les mêmes proies. La seconde hypothèse (à l'effet que la morphologie du bec diffère entre les espèces) comme la troisième hypothèse (à l'effet que le Garrot d'Islande s'alimente principalement de mollusques) se trouvent donc supportées par les observations. Il est donc permis de conclure à un faible potentiel de compétition entre ces deux espèces. En accord avec le second objectif du Chapitre IV, cette étude a aussi permis de décrire l'habitat d'alimentation hivernal du Garrot d'Islande de la population de l'Est de l'Amérique du Nord.

Ces résultats sont cohérents avec ceux du second chapitre en ce qui concerne le régime alimentaire des deux espèces. Le Garrot à œil d'or est effectivement un

consommateur de crustacés. Le régime du Garrot d'Islande cependant réservait une surprise : il est principalement basé sur des gastéropodes plutôt que sur des bivalves. Ceci pourrait s'expliquer par la relative rareté des moules bleues dans l'étage intertidal de l'aire d'étude. En second lieu, le Garrot d'Islande consommait aussi des gammarès, conformément avec les résultats du second chapitre.

Les caractéristiques associées à l'habitat hivernal préféré du Garrot d'Islande sont typiques de milieux productifs (faibles profondeurs, embouchures de rivières), accessibles (faibles profondeurs, faibles concentrations historiques et ponctuelle de glace) et prévisibles (faibles concentration et variabilité historiques de glace). En accord avec la théorie de la quête alimentaire, chacun de ces aspects comporte des avantages pour un prédateur. Les milieux productifs et accessibles sont favorables à la profitabilité des proies puisqu'ils sont de nature à diminuer les coûts d'alimentation. Les milieux prévisibles sont avantageux car la connaissance qu'en possèdent les prédateurs est fiable (Stephens 2007). Le choix de les utiliser comporte donc moins de risques et se rapproche davantage d'une décision que d'un pari. Dans le cas particulier de cette étude, les secteurs où l'étendue et la variabilité de la couverture de glace étaient faibles offrent aux *Mergini* une certaine assurance que leur activité alimentaire n'y sera pas interrompue ou que les efforts déployés pour s'y rendre ne seront pas vains. Ceci est certainement un avantage non négligeable pour des prédateurs possédant un horaire quotidien chargé.

Une possible limite à la portée de l'étude présentée dans le troisième chapitre est liée au nombre d'inventaires utilisés dans cette étude, soit près de dix répartis sur trois années. Étant donné les conditions d'observation plutôt mauvaises dans lesquelles se déroulent généralement les inventaires héliportés, on peut soupçonner l'existence d'incertitudes dans les données qui proviendraient de possibles erreurs d'identification d'espèces, de capacités de détection variables et de doubles décomptes (Michel Robert, comm. pers.). Il est donc permis de croire qu'un nombre d'inventaires plus important serait nécessaire pour s'assurer de capturer l'ensemble

de la variabilité du système étudié. Seule une poursuite des inventaires hivernaux de la population de Garrots d'Islande permettra de vérifier la validité de cet énoncé. Une seconde limite à la portée de cette étude tient au fait que les inventaires héliportés de la population de Garrots d'Islande dans le système marin du Saint-Laurent ont été réalisés durant la période de l'hiver où le couvert de glace était à son maximum annuel. À première vue, cette situation laisse croire à l'existence d'un certain niveau de confinement des garrots en raison du couvert de glace. En fait, cette étude abordait deux principaux sujets : la répartition spatiale et la sélection de l'habitat. En ce qui concerne la répartition spatiale, il est possible que les données aient été influencées par la couverture de glace qui prévalait au moment où les inventaires étaient conduits. Ceci limiterait la généralisation des conclusions de l'étude à la période du maximum d'extension de la couverture de glace. Cependant, aucune différence n'a été détectée entre les concentrations locales (5 km de résolution) de glace aux endroits où des garrots se trouvaient et une répartition aléatoire. Quant à la sélection de l'habitat, il est improbable que les garrots aient été confinés dans l'étage intertidal par la glace puisque la zone intertidale a une forte propension à se couvrir de glace avant les zones plus profondes.

Le quatrième chapitre souffre lui aussi de certaines lacunes qui limitent la portée des conclusions. D'abord la couverture spatiale affiche une surreprésentation de la région de l'estuaire moyen comparativement à celle de l'estuaire maritime. En effet, un seul site dans la région de la Côte-Nord, soit Franquelin, a été retenu pour les analyses de répartition spatiale de ce chapitre. Robert et al. (2003) avaient pourtant présenté l'embouchure de la rivière Manicouagan et la baie des Anglais comme d'importantes zones de concentration d'individus de Garrots d'Islande et un certain effort d'observation leur a été consacré au cours de mon étude. La principale raison de l'omission de ces sites est la dimension de leur estran. Les grandes distances séparant les bandes de garrots des stations d'observation rendaient pratiquement impossible l'identification précise des espèces de garrots et introduisaient une large

incertitude dans les localisations enregistrées. Des observations ont aussi été réalisées durant un hiver dans l'estuaire de la rivière Godbout. Mais ce site a été profondément modifié par le passage d'une tempête automnale durant la première année de l'étude et il a été abandonné par les Garrots d'Islande durant les hivers suivants. Les observations réalisées dans la région de la Côte-Nord semblaient en tous points cohérentes avec celles réalisées dans les sites de Charlevoix quant à la description de l'habitat fréquenté par les garrots (données non présentées). Cette constatation inspire confiance dans la généralisation des observations réalisées dans Charlevoix.

Les conditions de glace qui ont prévalu dans l'aire d'étude durant la collecte des données hivernales de même que la nature très nerveuse du Garrot d'Islande, ont empêché de suivre de manière stricte le plan d'échantillonnage prévu pour la récolte de spécimens. Ce plan consistait à récolter des nombres égaux d'individus dans trois sites à trois occasions soit le début, la mi-temps et la fin de l'hiver. Ce plan d'échantillonnage, initialement prévu pour une étude conjointe des niveaux de contaminants, aurait permis de comparer le régime alimentaire entre les sites, les sexes et les périodes. Mais en plusieurs occasions, l'accès à des sites de récolte avec une embarcation a été empêché par des embâcles de glace. Par conséquent, la récolte s'est souvent déroulée de manière opportuniste au moment et à l'endroit où les conditions s'y prêtaient. Malgré tout, les contenus stomacaux des spécimens récoltés suggéraient une bonne homogénéité temporelle (données non présentées). Aussi, selon les inventaires benthiques réalisés dans les parcelles d'alimentation utilisées par les garrots, les proies potentielles susceptibles de supporter durant plusieurs jours une bande de dizaines de garrots étaient probablement limitées aux littorines et gammarès. Cette constatation élimine la possibilité que les garrots aient accusé un changement non détecté de régime alimentaire en cours d'hivernage.

5.3 IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION

5.3.1 Les aspects de conservation

Les aspects de conservation de la population de Garrots d'Islande de la population de l'Est de l'Amérique du Nord ont joué un rôle important dans l'initiation de ce projet de recherche. En effet, le principal objectif était de décrire l'habitat hivernal de la population afin de faciliter les mesures de conservation. Dans cet ordre d'idée, mon étude a montré que le potentiel de contamination de la population du Garrot d'Islande de l'Est de l'Amérique du Nord par les métaux, éléments traces ou composés organiques était probablement faible pour trois raisons : 1) son habitat préféré est pauvre en dépôts organiques où les contaminants s'accumulent (Coakley et al. 1993; Lee et al. 1999; Lebeuf and Nunes 2005), 2) son régime alimentaire étant basé sur des brouteurs, son niveau trophique est probablement bas et 3) son régime alimentaire est pauvre en organismes filtreurs. Ces explications sont cohérentes avec Ouellet et al. (2012) qui ont observé des niveaux généralement bas de métaux et contaminants organiques. Toutefois, à une échelle locale certaines préoccupations demeurent; notamment dans le secteur de la baie des Anglais près de l'embouchure de la Manicouagan où des biphényles polychlorés (BPC) sont accumulés dans les sédiments (Lee et al. 1999) et le secteur de Dalhousie dans la baie des Chaleurs qui a subi des enrichissements en métaux (Parsons et Cranston 2006; Fraser et al. 2011). Ouellet et al. (2012) ont effectivement observés des niveaux de BPC environ quatre fois plus élevés chez certains spécimens récoltés dans la région de Manicouagan que chez les spécimens récoltés ailleurs dans l'aire d'étude. Aussi, des spécimens récoltés près de Dalhousie dans la baie des Chaleurs affichaient des niveaux préoccupants de sélénium. Mes résultats permettent d'identifier le Garrot d'Islande comme un utilisateur de l'étage intertidal, on peut affirmer que la population ne serait pas gravement menacée par une nappe d'hydrocarbures qui dériverait en eaux profondes. Elle serait cependant hautement

menacée par une nappe qui se dirigerait vers un estran qui contient du substrat rocheux et un champ de fucacées.

Les principaux résultats de cette étude offrent de possibles applications dans des aspects de conservation. Les connaissances acquises sur l'habitat du Garrot d'Islande permettent de cibler les efforts sur les secteurs d'importance. En ce sens, il apparaît essentiel de protéger les estrans de grande superficie, principalement ceux de la Côte-Nord, qui contiennent une forte proportion de substrat rocheux avec couverture de fucacées. La connaissance nouvelle du régime alimentaire de cette population permet le monitoring de son exposition aux contaminants et ce, sans avoir à sacrifier d'individus. En effet, des mesures de la concentration de contaminants dans des littorines échantillonnées dans les secteurs d'importance permettraient un suivi de l'exposition de la population. Puisque les Garrots d'Islande semblent adhérer à la stratégie qui favorise l'alimentation à faible gain, faible coût et succès stable, il apparaît clairement que leur protection passera par la préservation de la qualité et de la productivité des mollusques.

Mes résultats suggèrent l'existence d'un point de vulnérabilité chez les *Mergini*. Dans une communauté où les conditions deviendraient favorables à une recrudescence de la compétition, on peut prédire que le régime alimentaire des antagonistes de taille supérieure s'appauvrira à mesure que l'intensité de la compétition augmente. Il est possible qu'éventuellement la communauté retrouve un état d'équilibre. Mais entretemps, toute situation propre à augmenter, en temps ou en énergie, les coûts d'alimentation des compétiteurs de taille supérieure pourrait conduire à une diminution de leurs effectifs dans cette communauté. Je propose cette hypothèse comme explication partielle à l'extinction de l'Eider du Labrador et des *Chendytes*. Si cette hypothèse se trouvait un jour appuyée par des données, ceci susciterait des inquiétudes quant à la vulnérabilité des *Mergini* consommateurs de bivalves.

Le contexte climatique actuel laisse justement présager des altérations importantes dans les milieux côtiers du système marin du Saint-Laurent au cours des prochaines décennies. Par exemple une réduction de la couverture de glace, des modifications du régime d'érosion et une augmentation de la fréquence des tempêtes sont attendues (GIEC 2007). Les milieux côtiers constituent des habitats essentiels dans le cycle annuel des *Mergini*. Les habitats côtiers utilisés par les *Mergini* sont d'autant plus importants que le recrutement de ces espèces à stratégie K est subordonné à un taux de survie élevé des adultes. Ces perturbations attendues dans les environnements côtiers sont donc propres à susciter des inquiétudes quant à la prospérité des *Mergini*. Richman et Lovvorn (2003, 2004) ont documenté des cas de remplacement d'espèces dominantes dans des communautés benthiques avec des potentiels d'impact mitigés sur la qualité de l'habitat. Les résultats obtenus dans mon étude permettent de formuler quelques hypothèses et prédictions à ce sujet. La tendance actuelle vers des hivers moins englacés devrait provoquer des changements dans les communautés benthiques (voir Gutt 2001 pour une revue des effets de la glace sur les communautés benthiques). Avec la diminution de l'abrasion glacielle et l'augmentation attendue du régime d'érosion côtière, j'émetts l'hypothèse d'une augmentation en quantité et en qualité de l'habitat hivernal du Garrot d'Islande. En effet, j'ai proposé dans le quatrième chapitre de cette thèse que l'habitat préféré par les Garrots d'Islande en hiver soit entretenu par la turbulence et l'érosion qui préviennent l'accumulation de dépôts meubles et entretiennent un substrat constitués de grosses classes granulométriques. En conséquence, je prédis une expansion de la répartition hivernale du Garrot d'Islande dans le golfe du Saint-Laurent et un prolongement dans l'hiver de sa présence sur la rive sud de l'Estuaire. Je prédis aussi une plus grande abondance des moules bleues dans l'étage intertidal et une augmentation de la richesse spécifique des communautés benthiques intertidales. Ceci pourrait conduire à une modification du régime alimentaire du Garrot d'Islande dans le système marin du Saint-Laurent qui le ferait se rapprocher de celui que l'espèce adopte sur la côte du Pacifique.

5.3.2 Quantité d'habitat

En regard de l'objectif de conservation de cette étude, il apparaissait utile de déterminer la superficie totale d'habitat hivernal disponible pour le Garrot d'Islande dans l'estuaire du Saint-Laurent et le nombre d'individus que cette superficie pourrait supporter. Je me suis livré à cet exercice et ceci fait l'objet de la présente section. Ma démarche a été entreprise avec le scénario hypothétique selon lequel le Garrot d'Islande s'alimente exclusivement de gastéropodes et de gammarès. La section 4.3.4 a justement mis en évidence le fait que ces taxons constituent les proies préférées de l'espèce dans le Saint-Laurent. La procédure utilisée était celle de Miller et Eadie (2006) avec le modèle général de taux métabolique au repos (TMR) pour les canards ($TMR = 448 \text{masse}^{0.84}$ où la masse est en kg). Les détails des calculs sont présentés dans le tableau 5.1. La procédure de Miller et Eadie (2006) nécessite de déterminer le TMR à l'aide d'un modèle développé par ces auteurs et de le multiplier par un facteur afin de le convertir en dépense énergétique quotidienne (DEQ). L'inconvénient de cette procédure est que le modèle détermine le TMR plutôt que la DEQ. Un élément qui pourrait constituer une faiblesse est la supposition qu'un facteur de conversion unique et constant permet d'obtenir la DEQ à partir du TMR. À propos de ce facteur, les auteurs se sont appuyés sur une publication sans donner davantage de détails. Néanmoins, cette procédure offre l'avantage d'avoir été développée pour des ansériformes. Miller et Eadie (2006) ont aussi présenté un modèle de RMR pour canards plongeurs, mais ce dernier était basé sur un faible effectif d'échantillonnage ($n=9$) et son exposant de 0.98 semble suspect en regard de la plupart des modèles énergétiques publiés pour une variété de groupes aviaires (Nagy et al. 1999; Ellis et Gabrielsen 2002).

Ma démarche se résume comme suit : 1) j'ai calculé la DEQ pour une bande de taille moyenne et de rapport des sexes moyen. Les valeurs de taille et de rapport des sexes des bandes étaient issues des observations réalisées à St-Irénée et à la baie des Rochers (Chapitre 4). Les observations se déroulaient généralement à trop grande

distance pour réaliser une estimation fiable des rapports des sexes. Les individus ont plutôt été classés comme mâles adultes ou têtes-brunes. Cette dernière catégorie désigne les femelles de tous âges et les mâles de moins d'un an. Les valeurs de masse moyenne des mâles et des têtes-brunes ont été compilées avec une base de données fournie par le Service canadien de la faune (M. Robert, non publiées). Cette base de données a été préférée à celle du tableau 2.1 car elle seule mentionnait la catégorie « têtes-brunes ». 2) La DEQ a été convertie en quantité de proies en utilisant la valeur de contenu énergétique pour les gastéropodes et malacostraca (Tableau 2.3) et un facteur d'efficacité d'assimilation mesuré par Richman et Lovvorn (2003) avec le couple Eiders à lunettes-mollusques et celui de Jorde et Owen (1988) pour le couple canard-malacostraca. 3) La quantité de proies nécessaire quotidiennement a été convertie en superficie d'habitat avec les valeurs de biomasse de gastéropodes et de gammarus dans les parcelles de substrat rocheux de St-Irénée et de la baie des Rochers (Tableau 4.3). Ceci nécessite de postuler que la biomasse mesurée en été est représentative de celle disponible en hiver. 4) La superficie totale de champs de fucacées, l'habitat préféré, a été déterminée pour l'estuaire du Saint-Laurent à l'intérieur des limites de l'Estuaire tel que défini dans le chapitre 3: Baie-Saint-Paul ($47^{\circ} 26'N$; $70^{\circ} 28'O$) et Pointe-des-Monts ($49^{\circ} 19'N$; $67^{\circ} 23'O$) sur la rive nord et Rivière-du-Loup ($47^{\circ} 51'N$; $69^{\circ} 34'O$) et Matane ($48^{\circ} 51'N$; $67^{\circ} 32'O$) sur la rive sud. La superficie a été obtenue à l'aide du système d'information géographique développé pour l'étude présentée dans le chapitre 3 et de l'examen de photographies satellitaires (Google EarthTM 6.2.2). 5) La durée de résidence dans les sites a été déterminée à l'aide de la superficie quotidienne et de la superficie disponible dans les sites. La taille admissible de la population représente la taille de la population qui pourrait être supportée par la superficie totale répertoriée dans l'Estuaire. Elle a été calculée à l'aide la taille moyenne des bandes, de la superficie quotidienne d'habitat et de la superficie totale d'habitat. Ce calcul pose 181 jours comme la durée de l'hivernage du Garrot d'Islande. Le calcul a été répété avec les valeurs des paramètres des deux sites.

Tableau 5.1 Récapitulatif des calculs de superficie d'habitat nécessaire quotidiennement aux Garrots d'Islande dans les sites de St-Irénée et de la baie des Rochers, Charlevoix, Québec. Voir le texte pour les détails des calculs et la source des données et paramètres.

		St-Irénée	baie des Rochers
Masse des mâles		1177	
Masse des têtes-brunes		1067	
Taille des bandes		28	186
rapport des sexes	n mâle/n bande	0.66	0.55
Dépense énergétique quotidienne d'une bande	kJ jour^{-1}	41 840	276 272
Proportion de gastéropodes dans le régime	%	72.5	
Proportion de gammares dans le régime	%	27.5	
Contenu énergétique des gastéropodes	$\text{kJ g}^{-1}\text{ph}$	1.826	
Contenu énergétique des gammares	$\text{kJ g}^{-1}\text{ph}$	3.503	
Efficacité d'assimilation des gastéropodes	%	70	
Efficacité d'assimilation des gammares	%	60	
Contenu énergétique assimilé combiné	$\text{kJ g}^{-1}\text{ph}$	1.5047	
Ingestion quotidienne de proies	g jour^{-1}	27 807	183 607
Biomasse des gastéropodes	g m^{-2}	18.2	71.2
Biomasse des gammares	g m^{-2}	18.5	57.9
Superficie d'habitat quotidienne	ha jour^{-1}	0.076	0.142
Superficie d'habitat dans les sites	ha	26	55
Duré de résidence prédite dans les sites	jours	343	387
Superficie d'habitat dans l'Estuaire	ha	3700	
Taille admissible de population en utilisant les paramètres des sites		7520	26 718

Le tableau 5.1 montre que les Garrots d'Islande auraient besoin de 0.076 et 0.142 ha de champ de fucacées quotidiennement dans les sites de St-Irénée et de la baie des Rochers, respectivement. Si tous les postulats sur lesquels est bâti mon calcul sont valides, les champs de fucacées présents sur ces deux sites d'étude pourraient supporter des bandes moyennes de Garrots d'Islande durant environ un an. L'examen de photographies prises par satellite a permis de répertorier 10 400 hectares d'estrans qui, mis ensemble, contenaient approximativement 3700 hectares de champs de fucacées dans le cœur de l'aire de répartition du Garrot d'Islande dans l'Est de l'Amérique du Nord, soit les rives nord de l'estuaire moyen et maritime du Saint-Laurent. Si on assigne à cette superficie la densité de gastéropodes et de gammarus de St-Irénée (Tableaux 4.3 et 5.1), on obtient un total de 7520 Garrots d'Islande que cette superficie totale pourrait supporter. Si on utilise plutôt les valeurs des paramètres de la baie des Rochers, qui semble être un site particulièrement riche, on obtient un total de 26718 individus. Ces nombres sont supérieurs à l'estimation actuelle de 6800 individus pour la population (Environnement Canada 2011). Pour fins de comparaison, la même procédure a été réalisée avec les modèles de DEQ de Ellis et Gabrielsen (2002) et de TMR de Miller et Eadie (2006) pour canards plongeurs. Cet exercice réalisé avec les valeurs de paramètres de la baie des Rochers a donné, pour chacun des modèles, 24 527 et 26 388 individus, respectivement.

Le calcul de la superficie d'habitat disponible dans les sites d'étude a révélé en premier lieu que l'estran de St-Irénée et celui de la baie des Rochers pouvaient supporter des bandes de garrots durant environ un an. Ce résultat suggère que les sites exploités par les Garrots d'Islande en hiver pourraient leur permettre de confiner leur activité sur une superficie restreinte durant une période prolongée. Ceci est tout à fait cohérent avec les résultats du troisième chapitre qui avait déjà démontré que les sites fréquentés par les garrots offraient une disponibilité stable. Donc, les sites exploités par les Garrots d'Islande dans le système marin du Saint-Laurent offrent le double

avantage de garantir une disponibilité stable et une quantité de ressources alimentaires nécessaires à une longue période de résidence. Cet avantage est propre à augmenter la profitabilité en minimisant les besoins de déplacements des individus vers d'autres sites avec les risques et les coûts associés (Kirk et al. 2007, 2008; Pelletier et al. 2008). En second lieu, cet exercice a montré que le cœur de l'aire d'hivernage du Garrot d'Islande dans l'Est de l'Amérique du Nord, soit les rives nord de l'estuaire du Saint-Laurent (Ouellet et al. 2010b), pourrait supporter à lui seul une population plus importante que la population actuelle durant un hiver. On sait cependant que les Garrots d'Islande ne fréquentent pas uniquement les rives nord de l'Estuaire. À cet effet, 3400 autres hectares d'estrans contenant 1600 hectares de champs de fucacées ont été répertoriés sur des rives sud, qui sont généralement moins utilisées. L'espèce fréquente aussi le golfe du Saint-Laurent. On peut en conclure qu'il existe suffisamment de ressources pour supporter une population plus importante que la population actuelle.

Ces résultats doivent toutefois être nuancés. En effet, la validité du calcul de la superficie de l'habitat hivernal repose sur les postulats suivants : la biomasse de proies mesurée en été sur les sites d'étude est comparable à celle disponible pour l'alimentation des Garrots d'Islande durant l'hiver, que les Garrots d'Islande s'alimentent exclusivement de gastéropodes et de gammarès, qu'ils récoltent la totalité des proies présentes dans les parcelles d'alimentation et cette superficie totale d'habitat est disponible chaque année. Or, ces postulats se trouvent en contradiction avec la théorie de la quête alimentaire qui affirme qu'un prédateur devrait mettre un terme à une séance d'exploitation d'une parcelle lorsque le rendement de cette dernière devient semblable à la moyenne régionale. Par conséquent, si on adhère de manière stricte à la théorie de la quête alimentaire, on ne peut s'attendre à ce que les garrots récoltent réellement toutes les proies disponibles. Les besoins en superficie pourraient donc être supérieurs à ce que révèlent mes calculs. Le régime alimentaire devrait inclure de plus en plus de proies d'intérêt secondaire et de moins en moins de

proies préférées à mesure de celles-ci deviennent rares dans la parcelle. Les sites seraient donc plus riches en biomasse de proies et pourraient supporter davantage d'individus. Toutefois, on peut aussi s'attendre à ce qu'un animal qui subit des coûts de locomotion aussi élevés (voir Pelletier et al. 2008 pour le coût du vol chez l'Eider à duvet) et un horaire quotidien aussi chargé qu'un *Mergini* en hiver (Goudie et Ankney 1986; Bergan et al. 1989; Laforge 2010) et qui, de surcroît, hiverne dans un environnement aussi changeant et incertain que les milieux côtiers nordiques, soit très attaché à sa parcelle d'alimentation. Donc le temps de résidence des Garrots d'Islande dans les sites n'est vraisemblablement pas aussi long que suggéré par cette étude mais il est permis de croire qu'il soit tout de même avantageux. À titre de support pour cette affirmation, Larsen et Guillemette (2000) ont montré que les Eiders à duvet exploitaient les ressources alimentaires d'une parcelle jusqu'à l'épuisement des stocks. Aussi, des observations non documentées réalisées dans cette étude suggèrent que les garrots demeuraient sur les sites d'étude, donc dans leurs parcelles, durant plusieurs journées consécutives. En effet, en plusieurs occasions, les garrots étaient déjà présents sur les sites dès l'aube et y demeuraient encore dans la période de noirceur après le coucher du soleil. La possibilité qu'ils aient changé de site durant la nuit est improbable puisque le cas échéant, le sifflement très caractéristique des ailes des garrots en vol aurait permis de détecter des vols de transit. Kirk et al. (2008) aussi apportent un certain support à cette affirmation. Ces auteurs ont observé que les Macreuses à front blanc qui s'alimentaient dans des sites de culture de palourdes affichaient une forte fidélité au site et leurs besoins de déplacements étaient limités.

Il est difficile d'estimer l'utilisation réelle que fait, ou que peut faire, le Garrot d'Islande de cette superficie totale d'habitat potentiel. En effet, la répartition hivernale de la population dans le système marin du Saint-Laurent est principalement connue d'après des inventaires héliportés qui sont réalisés en milieu d'hiver durant le maximum d'étendue de la banquise. Par conséquent, on connaît mal la répartition de la population durant le reste de l'hiver. Il est possible que tous ces estrans soient

réellement exploités par la population actuelle durant au moins une période de l'hiver. Il est connu d'après les travaux de Larsen et Guillemette (2000) et de Kirk et al. (2007) que les bandes hivernantes de *Mergini* exploitent leurs parcelles selon un système de rotation car la pression de prédation qu'elles exercent peut conduire à l'épuisement local de leurs ressources alimentaires. Une étude spatialement explicite de la productivité des gastéropodes et gammares dans l'aire d'hivernage du Garrot d'Islande apparaît essentielle pour approfondir cette analyse.

5.3.3 La difficulté d'étudier le Garrot d'Islande

En raison de divers aspects de sa nature et de son habitat marin, le Garrot d'Islande s'est révélé un sujet d'étude particulièrement difficile. L'espèce se prête d'abord très mal à l'identification à distance, particulièrement les juvéniles et les femelles qui possèdent des plumages qui les rendent difficiles à distinguer du Garrot à œil d'or. De plus, sa nature nerveuse et craintive le rend très sensible au dérangement. Elle fait que cette espèce ne se laisse approcher qu'avec beaucoup de précautions et qu'elle se méfie des modifications soudaines de son environnement comme l'installation d'une cache ou d'un filet japonais. À titre d'exemple, la présence mal dissimulée d'un observateur sur la banquise les faisait s'éloigner et le passage d'un canot, sans parler des coups de feu, les faisait fuir et abandonner le site durant plusieurs jours. L'espèce se prête donc mal aussi à l'observation rapprochée et à la capture, à tout le moins durant l'hiver. L'espèce est aussi très mobile et les bandes se déplacent continuellement. Un même individu demeure rarement plus de quelques secondes à portée de tir d'un fusil de chasse. Ceci nous a empêchés d'appliquer le protocole de récolte qui prévoyait de quantifier l'effort d'alimentation des spécimens avant l'abattage. Finalement, les banquises mal consolidées qui nuisent à la marche et les amas de glace dérivante qui nuisent à la navigation rendent les tentatives d'approche incertaines. Cette revue des difficultés associées à l'étude du Garrot d'Islande révèle principalement des éléments d'ordre technique liés à

l'acquisition des données ou à la capture de spécimens. Ce fait n'est probablement pas étranger à la pauvreté de nos connaissances qui a mené à sa désignation au statut d'espèce en péril. Des ornithologues d'une autre époque comme Charles-Eusèbe Dionne et Napoléon-Alexandre Comeau avaient mentionné dans leurs écrits la présence de la population de Garrot d'Islande dans le système marin du Saint-Laurent (Dionne 1906; Comeau 1923). Cependant, il s'en est fallu de presque un siècle avant que des efforts de recherche significatifs lui soient consacrés. Ce n'est qu'à la toute fin du 20^e siècle que son aire de nidification a été découverte (Robert et al. 2000b) et des découvertes fortuites de sites de nidification sont toujours possibles (voir Ouellet et al. 2010a). C'est au début du 21^e que son habitat de nidification a été décrit (Robert et al. 2008). Il en est allé de même avec son régime alimentaire avec Savard (1990), Bourget et al. (2007) et la présente étude.

5.4 AVENUES DE RECHERCHE

Cette étude a permis d'envisager certaines avenues de recherche et de générer quelques hypothèses qui devraient approfondir notre compréhension des sujets abordés dans cet ouvrage.

5.4.1 Contenu énergétique et profitabilité du régime alimentaire des *Mergini*

En premier lieu, une étude comparative du contenu énergétique du régime alimentaire de tous les groupes fonctionnels aviaires (i.e. herbivores, insectivores, carnivores, benthophages, etc.) permettrait de positionner le régime des *Mergini* dans le groupe. L'intérêt scientifique pour une telle étude est double. D'abord, si le régime des *Mergini* se révélait être des plus pauvres en énergie, ce résultat supporterait l'idée selon laquelle leur budget énergétique hivernal est serré et que leur sélection des ressources laisse peu de place au hasard. Ceci confirmerait ce groupe aviaire comme un modèle particulièrement approprié aux études du comportement alimentaire. En

second lieu, pareil résultat identifierait les *Mergini* comme des prédateurs particulièrement vulnérables aux modifications de la composition ou de la productivité des communautés benthiques.

L'approfondissement de notre compréhension des stratégies d'exploitation des ressources hivernales par les *Mergini* passerait par une étude de leur budget énergétique. Cette étude devrait inclure des mesures des allocations de temps et d'énergie dans les différentes étapes de la quête alimentaire, de la recherche à l'assimilation des nutriments. Elle devrait aussi examiner comment varient ces coûts en fonction : 1) de la masse corporelle des espèces, 2) des tailles et types de proies (avec vs sans exosquelette minéral, épibenthos vs endobenthos vs necton), 3) des patrons morphologiques et physiologiques (par exemple le métabolisme enzymatique) des systèmes digestifs et locomoteurs.

5.4.2 Cas des macreuses

Le second chapitre a montré comment s'opérait le phénomène de la partition des ressources parmi les *Mergini*. En l'occurrence, la partition s'opérait le long d'un gradient de masse corporelle. Les troisième et quatrième chapitres ont montré que d'autres facteurs pouvaient agir puisque des espèces de masse semblable comme les Garrots d'Islande et à œil d'or exploitaient des habitats et niches alimentaires très différentes. Deux autres paires d'espèces mériteraient notre attention afin d'approfondir notre compréhension de la partition des ressources entre les espèces. Il s'agit des paires d'espèces suivantes : les Macreuses à bec jaune et à front blanc et la Macreuse à ailes blanches et l'Eider à lunettes. Ces deux paires d'espèces affichent encore plus de similarité en termes de masse corporelle que les garrots (Tableau 2.1). De plus, le second chapitre les a toutes les quatre présentées comme des prédateurs spécialistes des bivalves (Figure 2.1; Tableau 2.2), comme si la partition des ressources n'opérait pas entre ces espèces. On pourrait donc s'attendre à un portrait

différent de celui révélé avec les garrots à plusieurs niveaux d'échelle dans les troisième et quatrième chapitres. Il serait donc pertinent de reproduire, sur le cas de ces paires d'espèces, l'étude présentée dans les troisième et quatrième chapitres. Cette nouvelle étude aurait aussi l'avantage de comparer des paires d'espèces ayant des liens phylogénétiques différents. On peut tester les hypothèses selon lesquelles les espèces adoptent une partition des proies basée sur 1) la profondeur, 2) les espèces de proies, 3) la taille des proies, 4) le type d'habitat et 5) la répartition géographique.

5.4.3 Habitat

Le quatrième chapitre a présenté une tentative visant à quantifier l'étendue d'habitat hivernal disponible pour le Garrot d'Islande dans l'estuaire du Saint-Laurent. En raison d'un manque d'information, cette procédure ignorait la productivité des habitats et le taux de renouvellement des proies. Cette information est nécessaire en raison du possible épuisement des ressources alimentaires (Larsen et Guillemette 2000; Kirk et al. 2007). Il serait donc utile de déterminer la productivité, ainsi que le recrutement dans le segment exploitable par le garrot, des espèces de littorines et de gammarus présents dans l'habitat du Garrot d'Islande. Cette information compléterait l'exercice visant à déterminer l'étendue de l'habitat hivernal. J'ai aussi émis l'hypothèse dans la section 5.3.1 d'une augmentation en quantité et en qualité de l'habitat hivernal du Garrot d'Islande et j'ai prédit une expansion de sa répartition hivernale dans le golfe Saint-Laurent ainsi qu'un prolongement dans l'hiver de sa présence sur la rive sud de l'Estuaire. La vérification de cette hypothèse passerait par la poursuite des inventaires hélicoptérés réalisés par le Service canadien de la faune (voir section 3.2.2). Cette poursuite du programme d'inventaires est souhaitable dans la mesure où le Garrot d'Islande est, en hiver, un utilisateur strict de milieux supposés subir des perturbations importantes durant les prochaines décennies en raison des facteurs climatiques. Dans le même ordre d'idées, étant donné les altérations attendues des régimes de tempêtes, d'englacement et

d'érosion des côtes, il serait utile d'évaluer la stabilité des champs de fucacées sous différentes échelles temporelles. Cette connaissance, combinée à celles concernant la productivité et au recrutement des proies, contribueraient à développer un plan de protection de l'habitat hivernal du Garrot d'Islande qui tiendrait compte de la dynamique du milieu.

5.4.4 Conservation

Les efforts consacrés à l'observation du Garrot d'Islande au cours de cette étude ont mis en évidence certaines caractéristiques de l'espèce qui n'ont fait l'objet d'aucune mesure quantitative. Parmi ces caractéristiques se trouve son apparente circonspection, ou prudence. Il serait pertinent de documenter cette propriété de la population en testant l'hypothèse selon laquelle le Garrot d'Islande est sensible au dérangement anthropique. Des prédictions découlant de cette hypothèse seraient que les individus soumis à un régime de dérangement présentent une modification de leur budget de temps quotidien et de leur répartition spatiale. Une telle étude offrirait des possibilités d'applications dans la conservation de l'espèce. En effet, une validation de cette hypothèse constituerait une invitation faite aux gestionnaires de la faune de préserver les sites fréquentés par le Garrot d'Islande contre l'anthropisation. Dans le cas de cette espèce, l'effet du dérangement anthropique s'apparente à celui de la prédation. Ses effets néfastes seraient possiblement une altération des allocations de temps d'alimentation, de vigilance et de fuite dans son budget de temps avec pour conséquence une diminution de la condition physique des individus. Des facteurs de dérangement potentiels pourraient être des sentiers de motoneige, des randonnées de canot à glace, de traîneaux à chiens ou de ski ou toute autre activité associée au tourisme d'aventure.

Compte tenu des déclin démographiques affichés par plusieurs populations de *Mergini*, il serait pertinent d'approfondir notre compréhension des facteurs ayant

conduit à la disparition de l'Eider du Labrador et des *Chendytes*. L'étude de la disparition de ces espèces pourrait possiblement révéler des éléments de vulnérabilité qui s'appliqueraient aussi aux espèces contemporaines de *Mergini*. En accord avec les résultats présentés dans le second chapitre, je propose les hypothèses à l'effet que 1) ces espèces se nourrissaient de bivalve, et 2) une augmentation de leurs coûts d'alimentation a contribué à leurs déclin.

Une science en santé s'apparente à un édifice en constante construction, et constante rénovation. Après avoir révélé un phénomène vraisemblablement jamais rapporté chez les oiseaux, avoir concilié des concepts théoriques qui ont longtemps évolué en parallèle et produit une description d'un habitat essentiel chez une espèce en péril, je crois avoir tiré de mes chablis quelques pièces de charpente pour cet édifice. Mais un survol de ces avenues de recherche laisse entendre que le chantier se prolongera encore longtemps.

RÉFÉRENCES

- Anderson, E.M., Lovvorn, J.R. 2011. Contrasts in energy status and marine foraging strategies of white-winged scoters (*Melanitta fusca*) and surf scoters (*M. perspicillata*). *Auk* 128: 248-257.
- Anderson, E.M., Lovvorn, J.R., Wilson, M.T. 2008. Reevaluating marine diets of surf and white-winged scoters: interspecific differences and the importance of soft-bodied prey. *Condor* 110: 285-295. doi: 10.1525/cond.2008.8458.
- Archambault, D., Bourget, E. 1983. Importance du régime de dénudation sur la structure et la succession des communautés intertidales de substrat rocheux en milieu subarctique. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 1278-1292.
- Ardisson, P.-L., Bourget, E. 1992. Large-scale ecological patterns: discontinuous distribution of marine benthic epifauna. *Marine Ecology Progress Series* 83: 15-34.
- Beauchamp, G., Guillemette, M., Ydenberg, R. 1992. Prey selection while diving by common eiders, *Somateria mollissima*. *Animal Behaviour* 44: 417-426. doi.org/10.1016/0003-3472(92)90052-B
- Beck, D.D. 1995. Ecology and energetics of three sympatric rattlesnake species in the Sonoran desert. *Journal of Herpetology* 29: 211-223.
- Bednekoff, P.A. 2007. Foraging in the face of danger. *In*: (Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C. (éds). *Foraging, Behavior and Ecology*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 305-329.
- Belovsky, G.E. 1986. Generalist herbivore foraging and its role in competitive interactions. *American Zoologist* 26: 51-69.
- Belovsky, G.E. 1997. Optimal foraging and community structure: the allometry of herbivore food selection and competition. *Evolutionary Ecology* 11: 641-672.
- Bergan, J.F., Smith, L.M., Mayer, J.J. 1989. Time-activity budgets of diving ducks wintering in South Carolina USA. *Journal of Wildlife Management* 53: 769-776.
- Bergeron, P., Bourget, E. 1986. Shore topography and spatial partitioning of crevice refuges by sessile epibenthos in an ice disturbed environment. *Marine Ecology Progress Series* 28: 129-145.
- Bond, J.C., Esler, D. 2006. Nutrient acquisition by female Harlequin Ducks prior to spring migration and reproduction: evidence for body mass optimization. *Canadian Journal of Zoology* 84: 1223-1229.

- Bordage, D., Savard, J.-P.L. 1995. Black Scoter (*Melanitta americana*). The Birds of North America 177. doi: 10.2173/bna.177.
- Bourget, D., Savard, J.-P.L., Guillemette, M. 2007. Distribution, diet and dive behavior of Barrow's and common goldeneyes during spring and autumn in the St. Lawrence Estuary. *Waterbirds*, 30: 230-240. doi: 10.1675/1524-4695.
- Bourget, D., Archambault, D., Bergeron, P. 1985. Effet des propriétés hivernales sur les peuplements épibenthiques intertidaux dans un milieu subarctique, l'estuaire du Saint-Laurent. *Naturaliste canadien*. 112: 131-142.
- Brawn, V. M., Peer, D. L., Bentley, R. J. 1968. Caloric content of the standing crop of benthic and epibenthic invertebrates of St. Margaret's Bay, Nova Scotia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 25: 1803-1811.
- Brochet, A.L., Dessborn, L., Legagneux, P., Elmberg, J., Gauthier-Clerc, M., Fritz, H., Guillemain, M. 2011. Is diet segregation between dabbling ducks due to food partitioning? A review of seasonal patterns in the Western Palearctic. *Journal of Zoology*. doi: 10.1111/j.1469-7998.2011.00870.x.
- Brown, J.S., Kotler, B.P. 2007. Foraging and the ecology of fear. *In*: Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C. (éds). *Foraging, Behavior and Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. pp.437-480.
- Brown, P.W., Fredrickson, L.H. 1997. White-winged Scoter (*Melanitta fusca*). The Birds of North America 274. doi: 10.2173/bna.274.
- Burger, A.E. 1993. Estimating the mortality of seabirds following oil spills: effects of spill volume. *Marine Pollution Bulletin* 26: 140-143.
- Bustnes, J.O., Lønne, O.J. 1997. Habitat partitioning among sympatric wintering common eiders *Somateria mollissima* and king eiders *Somateria spectabilis*. *Ibis* 139: 549-554.
- Bustnes, J.O., Systad, G.H. 2001a. Habitat use by wintering *Steller's Eiders* *Polysticta stelleri* in northern Norway. *Ardea* 89: 267-274.
- Bustnes, J.O., Systad, G.H. 2001b. Comparative feeding ecology of Steller's Eider and Long-tailed Ducks in winter. *Waterbirds* 24: 407-412.
- Bustnes, J.O., Asheim, M., Bjorn, T.H., Gabrielsen, H., Systad, G.H. 2000. The diet of Steller's Eiders wintering in Varangerfjord, northern Norway. *Wilson Bulletin* 112: 8-13.
- Caraco, T., Blanckenhorn, W.U., Gregory, G.M., Newman, J.A., Recer, G.M., Zwicker, S.M. 1990. Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Animal Behaviour* 39: 338-345. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80879-6.

- Caraco, T., Martindale, S., Whittam, T.S. 1980. An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour* 28: 820-830. doi: 10.1016/S0003-3472(80)80142-4.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- Chilton, G. 1997. Labrador Duck (*Camptorhynchus labradorius*). *The Birds of North America* 307. doi: 10.2173/bna.307.
- Coakley, J.P., Nagy, E., Sérodes, J.-B. 1993. Spatial and vertical trends in sediments-phase contaminants in the Upper estuary of the St. Lawrence River. *Estuaries* 16: 653-669.
- Comeau, N.-A. 1923. Life and sport on the North Shore of the Lower St. Lawrence and Gulf, 2nd Edition. Telegraph Printing Company, Québec, 440 p.
- Cornell Lab of Ornithology. 2012 (accédé en août 2012). The birds of North America Online. <http://bna.birds.cornell.edu/bna>.
- COSEWIC. 2002. Canadian species at risk. Committee On the Status of Endangered Wildlife In Canada. Environment Canada, Ottawa, 39 p.
- Cottam, C. 1939. Food habits of North American diving ducks. U.S. Department of Agriculture Technical Bulletin 643: 1-139.
- Cruz-Rivera, E., Hay, M.E. 2000. Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology* 81: 201-219. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[0201: CQRQFC]2.0.CO;2.
- de Leeuw, J.J., van Eerden, M.R., Visser, G.H. 1999. Wintering tufted ducks *Aythya fuligula* diving for zebra mussels *Dreissena polymorpha* balance feeding costs within narrow margins of their energy budget. *Journal of Avian Biology* 30: 182-192.
- Denton, A.B., Chapman, A.R.O. 1991. Feeding preferences of gammarid amphipods among four species of *Fucus*. *Marine Biology* 190: 503-506.
- Derrickson, S.R., Beissinger, S.R., Snyder, N.F.R. 1998. Directions in endangered species research. In: Marzluff, J.M. et Sallabanks, R. (éds). *Avian conservation*. Island Press. Washington. Pp. 111-124.
- Dionne, C.E. 1906. Les oiseaux de la province de Québec. Dusseault et Proulx, Québec. 414 p.
- Donne-Goussé, C., Laudet, V., Hanni, C. 2002. A molecular phylogeny of anseriformes based on mitochondrial DNA analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23: 339-356. doi: 10.1016/S1055-7903(02)00019-2.

- Eadie, J.M., Mallory, M.L., Lumsden, H.G. 1995. Common Goldeneye (*Bucephala clangula*). The birds of North America 170. doi: 10.2173/bna.170
- Eadie, J.M., Savard, J.-P.L., Mallory, M.L. 2000. Barrow's Goldeneye (*Bucephala islandica*). The birds of North America 548. doi: 10.2173/bna.548.
- Edwards, J. 1983. Diet shifts in moose due to predator avoidance. *Oecologia* 60: 185-189.
- Elliott, K.H., Woo, K.J., Benvenuti, S. 2009. Do activity costs determine foraging tactics for an arctic seabird? *Marine Biology* 156: 1809-1816.
- Ellis, H.I., Gabrielsen, G.W. 2002. Energetics of free-ranging seabirds. *In*: Schreiber, E.A. et Burger, J. (éds). *Biology of Marine Birds*. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 359-407.
- Ely, C.R., Dau, C.P., Babcock C.A. 1994. Decline in a Population of Spectacled Eiders Nesting on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Northwestern Naturalist* 75: 81-87.
- Emlen, J.M. 1966. The Role of Time and Energy in Food Preference. *American Naturalist* 100: 611-617.
- Endrulat, E.G., McWilliams, S.R., Tefft, B.C. 2005. Habitat selection and home range size of ruffed grouse in Rhode Island. *Northeastern Naturalist* 12: 411-424.
- Ens, B.J., Goss-Custard, J.D. 1984. Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe Estuary. *Journal of Animal Ecology* 53: 217-231.
- Environment Canada. 2011. Management Plan for the Barrow's Goldeneye (*Bucephala islandica*), Eastern Population, in Canada [Proposed]. *Species at Risk Act* Management Plan Series. Environment Canada, Ottawa. iv + 15 p.
- Environnement Canada. 2011. Voir *Environment Canada* 2011.
- Esler, D., Bowman, T.D., O'Clair, C.E., Dean, T.A., McDonald, L.L. 2000. Densities of Barrow's Goldeneyes during winter in Prince William Sound, Alaska, in relation to habitat, food and history of oil contamination. *Waterbirds*, 23: 423-429.
- Farnsworth, K.D., Illius, A.W. 1998. Optimal diet choice for large herbivores: an extended contingency model. *Functional Ecology* 12: 74-81.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.
- Fischer, J.B., Griffin, C.R. 2000. Feeding behaviour and food habits of wintering harlequin ducks at Shemya Island, Alaska. *Wilson Bulletin* 112: 318-325. doi: 10.1676/0043-5643.

- Fitzner, R., Gray, R.H. 1994. Winter diet and weights of Barrow's and Common Goldeneye in Southcentral Washington. *Northwest Science* 68: 172-177.
- Fraser, M., Surette, C., Vaillancourt, C. 2011. Spatial and temporal distribution of heavy metal concentrations in mussels (*Mytilus edulis*) from the Baie des Chaleurs, New Brunswick, Canada. *Marine Pollution Bulletin* 62: 1345-1351. doi: 10.1016/j.marpolbul.2011.03.036.
- Fredrickson, L.H. 2001. Steller's Eider (*Polysticta stelleri*). *The Birds of North America* 571. doi: 10.2173/bna.571.
- Fretwell, S.D., Lucas, H.L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical Development. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- Gauthier, G. 1993. Bufflehead (*Bucephala albeola*). *The birds of North America* 067. doi: 10.2173/bna.67.
- GIEC 2007. Voir *IPCC* 2007
- Goudie, R.I., Ankney, C.D. 1986. Body size, activity budgets, and diets of sea ducks wintering in Newfoundland. *Ecology* 67: 1475-1482.
- Goudie, R.I., Ankney, C.D. 1988. Pattern of habitat use by sea ducks wintering in southeastern Newfoundland. *Ornis Scandinavica* 19: 249-256.
- Goudie, R.I., Brault, S., Conant, B., Kondratyev, A.V., Petersen, M.R., Vermeer, K. 1994. The status of sea duck in the North Pacific rim: Toward their conservation and management. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference* 59: 27-49.
- Goudie, R.I., Robertson, G.J., Reed, A. 2000. Common Eider (*Somateria mollissima*). *The Birds of North America* 546. doi: 10.2173/bna.546.
- Grand, J.B., Flint, P.L., Petersen, M.R., Moran, C.L. 1998. Effect of lead poisoning on spectacled eider survival rates. *Journal of Wildlife Management* 62: 1103-1109.
- Guillemette, M. 1991. Sélection de l'habitat et stratégies alimentaires chez l'eider à duvet en hiver dans l'archipel de Mingan, golfe du Saint-Laurent. Thèse de doctorat, Université Laval, Québec, Canada.
- Guillemette, M. 1994. Digestive-rate constraint in wintering common eiders (*Somateria mollissima*): Implications for flying capabilities. *Auk* 111: 900-909.
- Guillemette, M. 1998. The effect of time and digestion constraints in Common Eider while feeding and diving over Blue Mussel beds. *Functional Ecology* 12: 123-131. doi: 10.1046/j.1365-2435.
- Guillemette, M. 2001. Foraging before spring migration and before breeding in Common Eiders: Does hyperphagia occur? *Condor* 103: 633-638.

- Guillemette, M., Ouellet, J.-F. 2005. Temporary flightlessness in pre-laying Common Eiders *Somateria mollissima*: are females constrained by excessive wing-loading or by minimal flight muscle ratio? *Ibis* 147: 293-300.
- Guillemette, M., Ydenberg, R.C., Himmelman, J.O. 1992. The role of energy intake rate in prey and habitat selection of common eiders *Somateria mollissima* in winter: A risk-sensitive interpretation. *Journal of Animal Ecology* 61: 599-610.
- Guillemette, M., Himmelman, J.H., Barette, C., Reed, A. 1993. Habitat selection by common eiders in winter and its interaction with flock size. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1259-1266.
- Guillemette, M., Himmelman, J.H., Reed, A. 1996. Availability and consumption of food by common eiders wintering in the Gulf of St. Lawrence: evidence of prey depletion. *Canadian Journal of Zoology* 74: 32-38.
- Guillemette, M., Woakes, A.J., Hénaux, V., Grandbois, J.-M., Butler, P.J. 2004. The effect of depth on the diving behaviour of common eiders. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1818-1826. doi: 10.1139/Z04-180.
- Gutt, J. 2001. On the direct impact of ice on marine benthic communities, a review. *Polar Biology* 24: 553-564.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.
- Harvey, P.H., Read, A.F., Nee, S. 1995a. Why ecologists need to be phylogenetically challenged. *Journal of Ecology* 83: 535-536.
- Harvey, P.H., Read, A.F., Nee, S. 1995b. Further remarks on the role of phylogeny in comparative ecology. *Journal of Ecology* 83: 733-734.
- Heard, D. J., Mulcahy, D.M., Iverson, S.A., Rizzolo, D.J., Greiner, E.C., Hall, J., Ip, H., Esler, D. 2008. A blood survey of elements, viral antibodies, and hemoparasites in wintering harlequin ducks (*Histrionicus histrionicus*) and Barrow's goldeneyes (*Bucephala islandica*). *Journal of Wildlife Diseases* 44: 486-493.
- Heath, J.P., Gilchrist, H.G. 2010. When foraging becomes unprofitable: energetics of diving in tidal currents by common eiders wintering in the Arctic. *Marine Ecology Progress Series* 403: 279-290.
- Heath, J.P., Gilchrist, H.G., Ydenberg, R.C. 2006. Regulation of stroke pattern and swim speed across a range of current velocities: diving by common eiders wintering in polynyas in the Canadian Arctic. *Journal of Experimental Biology* 209: 3974-3983.
- Henny, C.J., Carter, J.L., Carter, B.J. 1981. A review of bufflehead sex and age criteria with notes on weights. *Wildfowl* 32: 117-122.

- Himmelman, J.H., Lavergne, Y. 1985. Organization of rocky subtidal communities in the St. Lawrence Estuary. *Naturaliste canadien* 112: 143-154.
- Hoffman, R.D., Bookhout, T.A. 1985. Metabolizable energy of seeds consumed by ducks in Lake Erie marshes. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference* 50: 557-565.
- Holm, K.J., Burger, A.E. 2002. Foraging behavior and resource partitioning by diving birds during winter in areas of strong tidal currents. *Waterbirds* 25: 312-325.
- Hopcraft, J.G.C., Anderson, T.M., Pérez-Vila, S., Mayemba, E., Olff, H. 2012. Body size and the division of niche space: food and predation differentially shape the distribution of Serengeti grazers. *Journal of Animal Ecology* 81: 201-213.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson (Eds), Cambridge University Press, Cambridge, UK, 976 p.
- Jamieson, S.E., Robertson, G.J., Gilchrist, H.G. 2001. Autumn and winter diet of long-tailed duck in the Belcher Island, Nunavut, Canada. *Waterbirds* 24: 129-132.
- Jenssen, B.M., Ekker, M. 1989. Thermoregulatory adaptations to cold in winter-acclimatized long-tailed ducks (*Clangula hyemalis*). In: Bech, C. et Reinertsen, R.E. (éds). *Physiology of cold adaptation*. Plenum Press, New York. pp. 147-152.
- Jenssen, B.M., Ekker, M., Bech, C. 1989. Thermoregulation in winter-acclimatized common eiders (*Somateria mollissima*) in air and water. *Canadian Journal of Zoology* 67: 669-673.
- Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Johnson, R.A., Willson, M.F., Thompson, J.N., Bertin, R.I. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology* 66: 819-827.
- Jones, T.L., Porcasi, J.F., Erlandson, J.M., Dallas, H., Wake, T.A., Schwaderer, R. 2008. The protracted Holocene extinction of California's flightless sea duck (*Chendytes lawi*) and its implications for the Pleistocene overkill hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 4105-4108.
- Jorde, D.G., Owen, R.B. 1988. Efficiency of nutrient use by American black ducks wintering in Maine. *Journal of Wildlife Management* 52: 209-214.

- Kacelnik, A., Bateson, M. 1996. Risky theories – The effects of variance on foraging decisions. *American Zoologist* 36: 402-434.
- Karasov, W.H., Phan, D., Diamond, J.M., Carpenter, F.L. 1986. Food passage and intestinal nutrient absorption in hummingbirds. *Auk* 103: 453-464.
- Kaseloo, P.A., Lovvorn, J.R. 2005. Effects of surface activity patterns and dive depth on thermal substitution in fasted and fed lesser scaup (*Aythya affinis*) ducks. *Canadian Journal of Zoology* 83: 301-311.
- Kastelein, R.A., van Gaalen, M.A. 1988. The sensitivity of the vibrissae of a Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) Part 1. *Aquatic Mammals* 14: 123-133.
- Keating, K.A., Cherry, S. 2004. Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies. *Journal of Wildlife Management* 68: 774-789. doi: 10.2193/0022-541X.
- Kehoe, F.P., Thomas, V.G. 1987. A comparison of interspecific differences in the morphology of external and internal feeding apparatus among North American Anatidae. *Canadian Journal of Zoology* 65: 1818-1822.
- Kertell, K. 1991. Disappearance of the Steller's Eider from the Yukon-Kuskokwim Delta Alaska. *Arctic* 44: 177-187.
- Kirk, M.K., Esler, D., Boyd, W.S. 2007. Foraging effort of surf scoters (*Melanitta perspicillata*) wintering in a spatially and temporally variable prey landscape. *Canadian Journal of Zoology* 85: 1207-1215.
- Kirk, M., Esler, D., Iverson, S.A., Boyd, W.S. 2008. Movements of wintering surf scoters: predator responses to different prey landscapes. *Oecologia (Berlin)* 155: 859-867.
- Kleiber, M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6: 315-349.
- Koehl, P., Rothe, T.C., Derksen, D.V. 1982. Winter food habits of Barrow's Goldeneyes in southeast Alaska. *In*: Nettleship, D., Sanger, G.A., Springer, P.F. (éds). *Marine birds: their feeding ecology and commercial fisheries relationships*. Canadian wildlife service, Dartmouth. pp. 1-5.
- Kotler, B.P., Brown, J.S. 2007. Community ecology. *In*: Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C. (éds). *Foraging, Behavior and Ecology*. The University of Chicago Press. Chicago. pp. 397-434.
- Krebs, C.J. 2009. *Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance*, 6th Edition. Benjamin Cummings. San Francisco. 655 p.
- Kvist, A., Lindström, A. 2003. Gluttony in migratory waders – unprecedented energy assimilation rates in vertebrates. *Oikos* 103: 397-402.

- Laforge, H. 2010. Rôle des facteurs abiotiques et d'habitat sur les stratégies d'alimentation du Garrot d'Islande (*Bucephala islandica*) hivernant dans l'estuaire du Saint-Laurent. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski.
- Larsen, J. K., Guillemette, M. 2000. Influence of annual variation in food supply on abundance of wintering common eiders *Somateria mollissima*. Marine Ecology Progress Series 201: 301-309.
- Lebeuf, M., Nunes, T. 2005. PCBs and OCPs in sediment cores from the Lower St. Lawrence Estuary, Canada: evidence of fluvial inputs and time lag in delivery to coring sites. Environmental Science and Technology 39: 1470-1478.
- Lee, K., Nagler, J.J., Fournier, M., Lebeuf, M., Cyr, D.G. 1999. Toxicological characterization of sediments from Baie des Anglais on the St. Lawrence Estuary. Chemosphere 39: 1019-1035.
- Lehoux, D., Bordage, D. 1999. Bilan des activités réalisées sur la faune ailée suite au déversement d'hydrocarbures survenu à Havre Saint-Pierre en mars 1999. Environment Canada, Canadian Wildlife Service. Sainte-Foy, Québec.
- Levermann, N., Galatius, A., Ehlme, G., Rysgaard, S. 2003. Feeding behaviour of free-ranging walrus with notes on apparent dextrality of flipper use. BMC Ecology 3. <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/3/9>.
- Lewis, T., Esler, D., Boyd, W.S., Zydels, R. 2005. Nocturnal foraging behavior of wintering surf scoters and white-winged scoters. Condor 107: 637-647.
- Lijfeld, J.T. 1989. Central place foraging: optimal load size for net and gross energy maximizers. Oikos 55: 397-401.
- Lima, S., Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology 68: 619-640. doi: 10.1139/z90-092.
- Litzow, M.A., Piatt, J.F., Abookire, A.A., Robards, M.D. 2004. Energy density and variability in abundance of pigeon guillemot prey: support for the quality-variability trade-off hypothesis. Journal of Animal Ecology 73: 1149-1156.
- Livezey, B.C. 1993. Morphology of flightlessness in *Chendytes*, fossil seaducks (*Anatidae: Mergini*) of coastal California. Journal of Vertebrate Paleontology 13: 185-199.
- Livezey, B.C. 1995. Phylogeny and evolutionary ecology of modern seaducks (*Anatidae: Mergini*). Condor 97: 233-255.
- Livezey, B.C. 1997. A phylogenetic classification of waterfowl (*Aves: anseriformes*), including selected fossil species. Annals of Carnegie Museum 66: 457-496.
- Livezey, B.C., Humphrey, P.S. 1985. Territoriality and interspecific aggression in steamer-ducks. Condor 87: 154-157.

- Longcore, J.R., Mcauley, D.G, Hepp, G.R., Rhymer, J.M. 2000. American Black Duck (*Anas rubripes*), The Birds of North America. 481. doi: 10.2173/bna.481.
- Lovvorn, J.R., Richman, S.E., Grebmeier, J.M., Cooper, L.W. 2003. Diet and body condition of spectacled eiders wintering in pack ice of the Bering Sea. *Polar Biology* 26: 259-267.
- MacArthur, R., Levins, R. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 51: 1207-1210.
- MacArthur, R.H., Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ. 203 p.
- Mann, K.H. 2000. Ecology of coastal waters: with implication for management, 2nd edition. Blackwell Science, Malden, Mass. 406 p.
- Martínez, J.A., Serrano, D., Zuberogoitia, I. 2003. Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo*: a multiscale approach. *Ecography* 26: 21-28.
- McNab, B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist* 97: 133-140.
- McNab, B.K. 1999. On the comparative ecological and evolutionary significance of total and mass-specific rates of metabolism. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 642-644.
- McNab, B.K. 2000. The influence of body mass, climate, and distribution on the energetics of South Pacific pigeons. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 127: 309-329.
- McNab, B.K. 2002. The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics. Comstock/Cornell University Press, Ithaca. 576 p.
- McNab, B.K. 2003a. The energetics of New-Zealand's ducks. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 135: 229-247.
- McNab, B.K. 2003b. Standard energetics of phyllostomid bats: the inadequacies of phylogenetic-contrasts analyses. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology* 135: 357-368.
- McNamara, J.M., Houston, A.I. 1992. Risk-sensitive foraging: a review of the theory. *Bulletin of Mathematical Biology* 54: 355-378.

- Menge, B.A., Branch, G.M. 2001. Rocky intertidal communities. *In*: Bertness, M.D., Gaines, S.D., Hay, M.E. (éds). Marine community ecology. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Mass. pp. 221-251.
- Merkel, F.R. 2004. Evidence of population decline in common eiders breeding in Western Greenland. *Arctic* 57: 27-36.
- Merkel, F.R., Mosbech, A., Jamieson, S.E., Falk, K. 2007. The diet of king eiders wintering in Nuuk, Southwest Greenland, with reference to sympatric wintering common eiders. *Polar Biology* 30: 1593-1597.
- Milne, H. 1974. Breeding numbers and reproductive rate of eiders at the Sands of Forvie National Nature Reserve, Scotland. *Ibis* 116: 135-152.
- Morton, E.S. 1978. Avian arboreal folivores: why not? *In*: Montgomery, G.G. (éd.) The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Institution Press, Washington DC. pp. 123-130.
- Nagy, K. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammal and birds. *Ecological Monographs* 57: 111-128.
- Nagy, K.A., Girard, I.A., Brown, T.K. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Review of Nutrition* 19: 247-277.
- Nehls, G. 1996. Low costs of salt turnover in common eiders *Somateria mollissima*. *Ardea* 84: 23-30.
- Norberg, U.M. 1990. Vertebrate flight. Springer-Verlag, New-York. 291 p.
- Nudds, T.D., Bowlby, J. N. 1984. Predator-prey size relationships in North American dabbling ducks. *Canadian Journal of Zoology* 62: 2002-2008.
- Nudds, T.D., Wickett, R.G. 1994. Body size and seasonal coexistence of North American dabbling ducks. *Canadian Journal of Zoology* 72: 779-782.
- Ohlendorf, H.M., Marois, K.C., Lowe, R.W., Harvey, T.E., Kelly, P.R. 1991. Trace elements and organochlorines in surf scoters from San Francisco Bay, 1985. *Environmental Monitoring and Assessment* 18: 105-122.
- Ouellet, J.-F., Guillemette, M., Blier, P.U. 2008. Morphological and physiological aspects of takeoff aptitudes of female common eiders (*Somateria mollissima*) during the pre-laying period. *Canadian Journal of Zoology* 86: 462-469.
- Ouellet, J.-F., Fradette, P., Blouin, I. 2010a. Do Barrow's goldeneyes, *Bucephala islandica*, breed south of the St. Lawrence Estuary in the Gaspé Peninsula, eastern Canada. *The Canadian Field Naturalist* 124: 179-180.
- Ouellet, J.-F., Guillemette, M., Robert, M. 2010b. Spatial distribution and habitat selection of Barrow's and Common goldeneyes wintering in the St. Lawrence marine system. *Canadian Journal of Zoology* 88: 306-314. doi: 10.1139/Z09-144.

- Ouellet, J.-F., Champoux, L., Robert, M. 2012. Metals, trace elements, polychlorinated biphenyls, organochlorine pesticides, and brominated flame retardants in tissues of Barrow's goldeneyes (*Bucephala islandica*) wintering in the St. Lawrence marine ecosystem, eastern Canada. Archives of environmental contamination and toxicology. doi: 10.1007/s00244-012-9787-y.
- Pardo, L.M., Johnson, L.E. 2004. Explaining variation in life-history traits: growth rate, size, and fecundity in a marine snail across an environmental gradient lacking predators. Marine ecology progress series 296: 229-239.
- Parsons, M.B., Cranston, R.E. 2006. Influence of lead smelter emissions on the distribution of metals in marine sediments from Chaleur Bay, eastern Canada. Geochemistry-exploration Environment Analysis 6: 259-275.
- Pêches et Océans Canada. 2012 (accédé le 31 décembre 2012). Marées, courants et niveaux d'eau. <http://www.marees.gc.ca>.
- Pelletier, D., Guillemette, M., Grandbois, J.-M., Butler, P.J. 2008. To fly or not to fly: high flight costs in a large sea duck do not imply an expensive lifestyle. Proceedings of the Royal Society B 275: 2117-2124. doi: 10.1098/rspb.2008.0422.
- Peters, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 329 p.
- Petersen, M.R., Piatt, J.F., Trust, K.A. 1998. Foods of spectacled eiders *Somateria fischeri* in the Bering Sea, Alaska. Wildfowl 49: 124-128.
- Petersen, M.R., Larned, W.W., Douglas, D.C. 1999. At-sea distribution of spectacled eiders: a 120-year-old mystery resolved. Auk 116: 1009-1020.
- Petersen, M.R., Grand J.B., Dau, C.P. 2000. Spectacled Eider (*Somateria fischeri*). The Birds of North America 547. doi: 10.2173/bna.547.
- Piersma, T., Dekinga, A., van Gils, J.A., Archterkamp, B., Visser, G.H. 2003. Cost-benefit analysis of mollusc eating in a shorebird 1. Foraging and processing costs estimated by the doubly labelled water method. Journal of Experimental Biology 206: 3361-3368. doi: 10.1242/jeb.00545.
- Poole, E.L. 1938. Weights and wing areas in north American birds. Auk 55: 511-517.
- Rayner, J.M.V. 1988. Form and functions in avian flight. Current Ornithology 5: 1-66.
- Reinecke, K. J., Owen Jr., R.B. 1980. Food use and nutrition of black ducks nesting in Maine. Journal of Wildlife Management 44: 549-558.
- Richman, S.E., Lovvorn, J.R. 2003. Effects of clam species dominance on nutrient and energy acquisition by spectacled eiders in the Bering Sea. Marine Ecology Progress Series 261: 283-297.

- Richman, S.E., Lovvorn, J.R. 2004. Relative foraging value to lesser scaup ducks of native and exotic clams from San Francisco Bay. *Ecological Applications* 14: 1217-1231.
- Richman, S.E., Lovvorn, J.R. 2009. Predator size, prey size and threshold food densities of diving ducks: does a common prey base support fewer large animals? *Journal of Animal Ecology* 78: 1033-1042.
- Richman, S.E., Lovvorn, J.R. 2011. Effects of air and water temperatures on resting metabolism of auklets and other diving birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 84: 316-32.
- Rizzolo, D., Esler, D., Roby, D.D., Jarvis, R.L. 2005. Do wintering harlequin ducks forage nocturnally at high latitudes? *Condor* 107: 173-177.
- Robert, M., Savard, J.-P.L. 2006. The St. Lawrence River Estuary and Gulf: A stronghold for Barrow's Goldeneyes wintering in eastern North America. *Waterbirds* 29: 437-450.
- Robert, M., Benoit, R., Savard, J.-P.L. 2000a. COSEWIC status report on the eastern population of the Barrow's Goldeneye (*Bucephala islandica*) in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa, Ontario.
- Robert, M., Bordage, D., Savard, J.-P.L., Fitzgerald, G., Morneau, F. 2000b. The breeding range of the Barrow's Goldeneye in eastern North America. *Wilson Bulletin* 112: 1-7.
- Robert, M., Benoit, R., Savard, J.-P.L. 2002. Relationship among breeding, molting, and wintering areas of male Barrow's Goldeneyes (*Bucephala islandica*) in eastern North America. *Auk* 119: 676-684.
- Robert, M., Benoit, R., Marcotte, C., Savard, J.-P.L., Bordage, D., Bourget, D. 2003. Le Garrot d'Islande dans l'estuaire du Saint-Laurent: calendrier de présence annuelle, répartition, abondance, âge-ratio et sex-ratio. Technical Report Series No 398. Environment Canada, Service canadien de la Faune, Québec. 121 p.
- Robert, M., Drolet, B., Savard, J.-P.L. 2008. Habitat features associated with Barrow's Goldeneye breeding in eastern Canada. *Wilson Journal of Ornithology* 120: 320-330.
- Robertson, G.J., Gilchrist, H.G. 1998. Evidence of population decline among common eiders breeding in the Belcher Islands, Northwest Territories. *Arctic* 51: 378-385.
- Robertson, G.J., Goudie, R.I. 1999. Harlequin Duck (*Histrionicus histrionicus*), The Birds of North America. 466. doi: 10.2173/bna.466.
- Robertson, G.J., Savard J.-P.L. 2002. Long-tailed Duck (*Clangula hyemalis*). The Birds of North America 651. doi: 10.2173/bna.651.

- Rodway, M., Regehr, H.M., Ashley, J., Clarkson, P.V., Goudie, R.I., Hay, D.E., Smith, C.M., Wright, K.G. 2003. Aggregative response of harlequin ducks to herring spawning in the Strait of Georgia, British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 81: 504-514.
- Rolstad, J., Loken, B., Rolstad, E. 2000. Habitat selection as a hierarchical spatial process: the green woodpecker at the northern edge of its distribution range. *Oecologia* 124: 116-129.
- Rumohr, H., Brey, T., Ankar, S. 1987. A compilation of biometric conversion factors for benthic invertebrates of the Baltic Sea. *Baltic Marine Biologists Publication* 9: 1-56.
- Ryan, R.A. 1972. Body weight and weight changes of wintering diving ducks. *Journal of Wildlife Management* 36: 759-765.
- Sainte-Marie, B. 1986. Feeding and swimming of lysianassid amphipods in a shallow cold-water bay. *Marine Biology* 91: 219-229.
- Saucier, J.F., Roy, F., Gilbert, D., Pellerin, P., Ritchie, H. 2003. Modeling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Geophysical Research* 108: 1-20. doi: 10.1029/2000JC000686.
- Savard, J.-P.L. 1988. Winter, spring and summer territoriality in Barrow's Goldeneye: characteristics and benefits. *Ornis Scandinavica* 19: 119-128.
- Savard, J.-P.L. 1990. Population de sauvagine hivernant dans l'estuaire du Saint-Laurent: écologie, distribution et abondance. Série de rapports techniques No 89. Environnement Canada, Service canadien de la faune, région du Québec.
- Savard, J.-P.L., Bordage, D., Reed, A. 1998. Surf Scoter (*Melanitta perspicillata*). *The Birds of North America* 363. doi: 10.2173/bna.363.
- SDJV. 2012 (accédé août 2012). The Sea Duck Joint Venture. <http://www.seaduckjv.org/>
- SDJV Management Board. 2001. Sea Duck Joint Venture Strategic Plan: 2001 – 2006. SDJV Continental Technical Team. Unpubl. Rept. [c/o USFWS, Anchorage, Alaska; CWS, Sackville, New Brunswick]. 14p. + appendices.
- SDJV Management Board. 2008. Sea Duck Joint Venture Strategic Plan 2008 – 2012. USFWS, Anchorage, Alaska; CWS, Sackville, New Brunswick. 95 p.
- Secor, S.M., Diamond, J. 1995. Adaptive responses to feeding in Burmese pythons: pay before pumping. *Journal of Experimental Biology* 198: 1313-1325.
- Steimle, F.W., Terranova, R.J. 1985. Energy equivalents of marine organisms from the continental shelf of the temperate Northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 6: 117-124.

- Stephens, D.W. 2007. Models of information use. *In*: Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C. (éds). Foraging, Behavior and Ecology. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 31-58.
- Stephens, D.W., Krebs, J.R. 1986. Foraging theory. Princeton University Press. Princeton, NJ. 247 p.
- Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C. (éds). 2007. Foraging, Behavior and Ecology. The University of Chicago Press, Chicago. 608 p.
- Stott, R., Olson, D.P. 1973. Food-habitat relationship of sea ducks on the New-Hampshire coastline. *Ecology* 54: 996-1007.
- Sugden, L.G., Clark, R.G., Woodsworth, E.J., Greenwood, H. 1988. Use of cereal fields by foraging sandhill cranes in Saskatchewan. *Journal of Applied Ecology* 25: 111-124.
- Suydam, R.S. 2000. King Eider (*Somateria spectabilis*), The Birds of North America. 491. doi: 10.2173/bna.491.
- Swanson, G.A., Bartonek, J.C. 1970. Bias associated with food analysis in gizzards of blue-winged teal. *Journal of Wildlife Management* 34: 739-746.
- Systad, G.H., Bustnes, J.O. 2001. Coping with darkness and low temperatures: foraging strategies in Steller's eiders, *Polysticta stelleri*, wintering at high latitudes. *Canadian Journal of Zoology* 79: 402-406. doi: 10.1139/cjz-79-3-402.
- Systad, G.H., Bustnes, J.O., Erikstad, K.E. 2000. Behavioral responses to decreasing day length in wintering sea ducks. *Auk* 117: 33-40. doi: 10.1642/0004-8038.
- Thayer, G.W., Schaff, W.E., Angelovic, J.W., LaCroix, M.W. 1973. Caloric measurements of some estuarine organisms. *Fishery Bulletin* 71: 289-296.
- Trust, K.A., Esler, D., Woodin, B.R., Stegeman, J.J. 2000. Cytochrome P450 1A induction in sea ducks inhabiting nearshore areas of Prince William Sound, Alaska. *Marine Pollution Bulletin* 40: 397-403.
- Tyler, A.V. 1973. Caloric values of some North Atlantic invertebrates. *Marine Biology* 19: 258-261.
- Vadas, L., Wright, W.A., Miller, S.L. 1990. Recruitment of *Ascophyllum nodosum*: wave action as a source of mortality. *Marine Ecology Progress Series* 61: 263-272.
- van Gils, J.A., Piersma, T. 2004. Digestively constrained predators evade the cost of interference competition. *Journal of Animal Ecology* 73: 386-398.
- van Gils, J.A., Piersma, T., Dekinga, A., Dietz, M.W. 2003a. Cost-benefit analysis of mollusc-eating in a shorebird II. Optimizing gizzard size in the face of seasonal demands. *Journal of Experimental Biology* 206: 3369-3380.

- van Gils, J.A., Schenk, I.W., Bos, O., Piersma, T. 2003b. Incompletely informed shorebirds that face a digestive constraint maximize net energy gain when exploiting patches. *American Naturalist* 161: 777-793.
- van Gils, J.A., de Rooij, S., Rvan Belle, J., van der Meer, J., Dekinga, A., Piersma, T., Drent, R. 2005. Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots (*Calidris canutus*). I. Prey choice. *Journal of Animal Ecology* 74: 105-119.
- Vang Hirsh, K. 1980. Winter ecology of sea ducks in the inland marine waters of Washington. MSc thesis, University of Washington.
- Vermeer, K. 1982. Food and distribution of three *Bucephala* species in British Columbia waters. *Wildfowl* 33: 22-30.
- Vermeer, K. 1983. Diet of the harlequin duck in the Strait of Georgia, British Columbia. *Murrelet* 64: 54-57.
- Vermeer, K., Devito, K. 1986. Size, caloric content, and association of prey fishes in meals of nestling rhinoceros auklets. *Murrelet* 67: 1-9.
- Vermeer, K., Vermeer, R. 1975. Oil threat to birds on the Canadian west coast. *Canadian Field-Naturalist* 89: 278-298.
- Westoby, M., Leishman, M.R., Lord, J.M. 1995a. On misinterpreting the "phylogenetic correction". *Journal of Ecology* 83: 531-534.
- Westoby, M., Leishman, M.R., Lord, J.M. 1995b. Further remarks on phylogenetic correction. *Journal of Ecology* 83: 727-734.
- Whelan, C.J., Brown, J.S. 2005. Optimal foraging and gut constraints: reconciling two schools of thought. *Oikos* 110: 481-496.
- Whelan, C.J., Schmidt, K.A. 2007. Food acquisition, processing, and digestion. *In*: Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C. (éds). *Foraging, Behavior and Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 141-172.
- White, T.P., Veit, R.R., Perry, M.C. 2009. Feeding ecology of long-tailed ducks *Clangula hyemalis* wintering on the Nantucket Shoals. *Waterbirds* 32: 293-299.
- Wijnandts, H. 1984. Ecological energetics of the Long-eared Owl (*Asio otus*). *Ardea* 72: 1-92.
- Wilkström, S.A., Kautsky, L. 2007. Structure and diversity of invertebrate communities in the presence and absence of canopy-forming *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 168-176.
- Wissinger, S.A. 1992. Niche overlap and the potential for competition and intraguild predation between size-structured population. *Ecology* 73: 1431-1444.

- Wright, J., Both, C., Cotton, P.A., Bryant, D. 1998. Quality vs. quantity: energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning strategies. *Journal of Animal Ecology* 67: 620-634.
- Ydenberg, R.C., Brown, J.S., Stephens, D.W. 2007. Foraging: an Overview. *In*: Stephens, D.W., Brown, J.S., Ydenberg, R.C. (éds). *Foraging, Behavior and Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 1-28.

